R 260 c 3
(1 ex.)

ISBN 2-85653-014-1

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série C, Sciences de la terre
TOME XXXVI

Jean-Michel DUTUIT

INTRODUCTION À L'ÉTUDE PALÉONTOLOGIQUE DU TRIAS CONTINENTAL MAROCAIN. DESCRIPTION DES PREMIERS STEGOCEPHALES RECUEILLIS DANS LE COULOIR D'ARGANA (ATLAS OCCIDENTAL).

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Vᵉ)
—
1976

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

P2 260

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série C, Sciences de la terre Tome XXXVI

INTRODUCTION À L'ÉTUDE PALÉONTOLOGIQUE DU TRIAS CONTINENTAL MAROCAIN. DESCRIPTION DES PREMIERS STEGOCEPHALES RECUEILLIS DANS LE COULOIR D'ARGANA (ATLAS OCCIDENTAL).

par

Jean-Michel DUTUIT

SOMMAIRE

Pages

PRÉAMBULE 11

PREMIÈRE PARTIE

INTRODUCTION. PRÉSENTATION DES AFFLEUREMENTS ET DES GISEMENTS

I. — AVANT-PROPOS 13

II. — GÉNÉRALITÉS SUR LE PERMO-TRIAS MAROCAIN 14

II.1. — Terminologie. 14

II.2. — Les différents domaines « permo-triasiques » marocains non atlasiques 15

II.2.1. — *Domaine rifain* 15

II.2.2. — *Domaine situé entre les chaînes bordières du Rif et le Haut-Atlas* 16

II.2.3. — *Domaine présaharien* 16

II.3. — Domaine atlasique 16

II.3.1. — *Préliminaires* 16

II.3.2. — *Ensemble « permo-triasique » atlasique oriental* 17

II.3.2.1. — *Généralités* 17

II.3.2.2. — *Reconnaissance paléontologique de cet ensemble* 19

II.3.2.3. — *Conclusions* 20

II.3.3. — *Ensemble « permo-triasique » atlasique occidental : couloir d'Argana* 23

II.3.3.1. — *Généralités* 23

II.3.3.2. — *Stratigraphie* 24

II.3.4. — *Quelques apports actuels des découvertes de Vertébrés à une conception générale du « Permo-Trias » atlasique* 25

II.3.4.1. — *Stratigraphie* 25

II.3.4.2. — *Conditions de dépôts des couches fossilifères, paléoclimat, paléogéographie.* 28

BIBLIOTHÈQUE CENTRALE MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

III. — GISEMENTS 31

III.1. — Préliminaires 31
III.2. — Sommets des « grès et argiles siltuses rouges » 32
III.3. — Base des « grès et argiles siltuses rouges » 36

IV. — TECHNIQUES ET MÉTHODES 38

IV.1. — Prospection 38
IV.2. — Fouilles 39
IV.3. — Préparation du matériel fossile recueilli 39

DEUXIÈME PARTIE

DESCRIPTION DE *METOPOSAURUS OUAZZOUI*

I. — PRÉLIMINAIRES 41

I.1. — Provenance du matériel utilisé. Spécimens utilisés 41
I.2. — Méthodes de description employées. Principes 42
I.3. — Terminologie et convention d'orientation 43

II. — DESCRIPTION DU CRÂNE 45

II.1. — Éléments de morphologie générale et métrique 45
II.2. — Toit crânien 46
II.3. — Palais 50
II.4. — Face postérieure du crâne (Morphologie externe) 55
II.4.1. — *Massif occipital médian* 55
II.4.2. — *Ailes arrière-crâniennes* 56

II.5. — Ostéologie arrière-crânienne 57
II.5.1. — *Complexe occipital* (Exoccipital, Basioccipital, Supraoccipital) 57
II.5.1.1. — *Condyle occipital* 57
II.5.1.2. — *Plaque basale et processus sub-otique* 58
II.5.1.3. — *Processus supérieurs* 60
II.5.1.4. — *Supraoccipitol* 63
II.5.1.5. — *Basioccipital* 63
II.5.2. — *Extrémité postéro-externe du crâne* 65
II.5.2.1. — *Quadrato-jugal* 65
II.5.2.2. — *Squamosal* 67
II.5.3. — *Complexe ascendant* 67
II.5.3.1. — *Mise en place des unités* 67
A) De bas en haut 67
B) Du dehors vers le dedans et d'avant en arrière 68
a) formation antérieure 68
b) formation moyenne 68
c) formation postérieure 69
II.5.3.2. — *Analyse des faces de section* 70
II.5.3.3. — *Description récapitulative, formation par formation* 76
A) Cartilage palato-carré 76
B) Ossification antérieure du Ptérygoïde 76
C) Lame ascendante du Ptérygoïde et lame descendante du squamosal 76
D) Lamelle otique 77
E) Réseau de cavités ptérygoïdosquamosales 77
II.5.3.4. — *Problèmes posés par ces structures* 78
A) Concernant les cellules d'évidement 78
B) Concernant les relations de la lamelle otique avec la tige du stapes 78
C) Hypothèses explicatives et leur validité éventuelle 79

Source : MNHN, Paris

II.6. — Territoire crânien péri-encéphalique 81
II.6.1. — *Définitions. Méthodes. Références. Matériels* 81
II.6.2. — *Sphénethmoïde* 81
II.6.3. — *Epiptérygoïde* 84
II.6.3.1. — *Plaque basale* 84
II.6.3.2. — *Lamelle verticale commune du processus verticaux* (otique et ascendant). 84
II.6.3.3. — *Processus ascendant* 85
II.6.3.4. — *Processus otique* 85
II.6.4. — *Territoire otique* 85
II.6.4.1. — *Prootique* 86
II.6.4.2. — *Capsule otique* 87
II.6.4.3. — *Opisthotique* 87
II.6.5. — *Autres structures* 89
II.6.5.1. — *Plancher crânien* 89
II.6.5.2. — *Tunnel carotidien* 91
II.6.5.3. — *Trajet de la jugulaire* 91
II.6.5.4. — *Sorties de nerfs* 91
II.6.6. — *Stapes* 91
II.6.6.1. — *Tête du stapes* { processus principal ..... 91 ; processus accessoire 92
II.6.6.2. — *Tige du stapes* 92

II.7. — Mandibule 93
II.7.1. *Morphologie générale* 93
II.7.2. — *Ostéologie* 93
II.7.2.1. — *Face externe* 93
II.7.2.2. — *Face interne* 94
II.7.2.3. — *Face supérieure* 94
A) Généralités 94
B) Sus-angulaire 95
C) Préarticulaire 95
D) Articulaire 95
E) Fente meckelienne 95

II.8. — Métoposauridés découverts dans le gisement XI 96

III. — DESCRIPTION DU RACHIS 98

III.1. — Préliminaires 98
III.1.1. — *Matériel* 98
III.1.2. — *Constitution et mobilité* 99
III.1.3. — *Remarques préalables* 99

III.2. — Description des types vertébraux 100
III.2.1. — *Atlas* 100
III.2.1.1. — *Le corps vertébral* 100
A) Face antérieure 100
B) Face postérieure 100
C) Face périphérique 100
III.2.1.2. — *L'arc neural* 100
III.2.2. — *L' « Axis »* 101
III.2.2.1. — *Le corps* 102
A) Face antérieure 102
B) Face postérieure 102
C) Face périphérique 102
III.2.2.2. — *L'arc neural* 103

Source : MNHN, Paris

III.2.3. — *Vertèbres « prépelviennes »* 103
III.2.3.1. — *Caractères généraux* 103
III.2.3.2. — *Le corps vertébral* 104
III.2.3.3. — *Les pleurocentres* 105
III.2.3.4. — *Arc neural* 105
III.2.4. — *Vertèbres post-pelviennes* 107
III.2.4.1. — *Corps vertébral* 107
III.2.4.2. — *Arc neural* 110

IV. — DESCRIPTION DES CÔTES 111

IV.1. — Généralités 111

IV.2. — Côte dite « cervicale » 111
IV.2.1. — *Extrémité interne* 112
IV.2.1.1. — *Face antérieure* 112
IV.2.1.2. — *Face postérieure* 112
IV.2.2. *Corps de l'os* 112
IV.2.2.1. — *Face antérieure* 112
IV.2.2.2. — *Face postérieure* 112
IV.2.2.3. — *Bord inférieur et supérieur* 112
IV.2.3. — *Facettes articulaires* 113

IV.3. — Type costal représenté par les trois côtes qui suivent la côte cervicale 113
IV.3.1. — *Partie proximale* 113
IV.3.1.1. — *Face dorsale* 113
IV.3.1.2. — *Face ventrale* 113
IV.3.2. — *Partie distale* 113
IV.3.3. — *Partie intermédiaire ou corps de la côte* 114

IV.4. — Type costal recontré entre la cinquième et la dixième vertèbre 115
IV.4.1. — *Partie proximale* 115
IV.4.1.1. — *Face dorsale* 115
IV.4.1.2. — *Face ventrale* 115
IV.4.1.3. — *Face articulaire* 115
IV.4.2. — *Partie distale* 115
IV.4.3. — *Partie intermédiaire ou corps de la côte* 116

IV.5. — Type costal distingué entre la onzième et la dix-huitième vertèbre 117
IV.5.1. — *Partie proximale* 118
IV.5.1.1. — *Face dorsale* 118
IV.5.1.2. — *Face ventrale* 118
IV.5.1.3. — *Les bords* 118
IV.5.2. — *Corps de l'os* 118
IV.5.2.1. — *Face dorsale* 118
IV.5.3. — *Partie distale* 118
IV.5.3.1. — *Face dorsale* 118
IV.5.3.2. — *Face ventrale* 118
IV.5.3.3. — *Bords et extrémités* 118

IV.6. — Côtes caudales 119
IV.6.1. — *Généralités* 119
IV.6.2. — *Tête costale* 119
IV.6.2.1. — *Face postéro-supérieure* 119
IV.6.2.2. — *Face antéro-supérieure* 119
IV.6.2.3. — *Face inférieure* 119
IV.6.3. — *Corps de l'os* 120

Source : MNHN, Paris

IV.7. — Côtes transverses ou sacrées 120
IV.7.1. — *Généralités* 120
IV.7.2. — *Extrémité rachidienne* 121
IV.7.3. — *Extrémité distale ou iliaque* 121
IV.7.4. — *Face dorsale* 121
IV.7.5. — *Face ventrale* 121
IV.7.6. — *Les bords* 122
V. — CEINTURE SCAPULAIRE ET MEMBRE ANTÉRIEUR 122
V.1. — Interclaviculе 122
V.1.1. — *Morphologie générale* 122
V.1.2. — *Face ventrale. Articulation claviculo-interclaviculaire* 122
V.1.3. — *Face dorsale* 124
V.1.4. — *Les bords* 126
V.1.5. — *Variations et dissymétrie* 126
V.2. — Clavicule 127
V.2.1. — *Caractères généraux* 127
V.2.2. — *Plaque basale* 127
V.2.2.1. — *Face ventrale* 127
V.2.2.2. — *Les bords* 127
A) externe 127
B) interne 127
C) postérieur. 127
V.2.2.3. — *Face dorsale* 129
V.2.3. — *Lame basale du processus rétroclaviculaire et processus lui-même* 130
V.3. — Cleithrum 130
V.3.1. — *Caractères généraux* 130
V.3.2. — *Face interne* 131
V.3.3. — *Face postérieure* 132
V.3.4. — *Face externe* 133
V.3.5. — *Face antérieure* 133
V.3.6. — *Variations selon le stade* 134
V.4. — Scapulo-coracoïde 134
V.4.1. — *Caractères généraux* 134
V.4.2. — *Face externe* 135
V.4.2.1. — *Lame scapulaire supérieure* 135
V.4.2.2. — *Partie articulaire et zones annexes* 135
V.4.2.3. — *Contrefort supra-glénoïdien* 135
V.4.3. — *Face interne* 137
V.4.4. — *Bord antérieur* 137
V.4.5. — *Bord postérieur* 138
V.4.6. — *Bord spinal* 138
V.4.7. — *Variations* 138
V.5. — Humérus 138
V.5.1. — *Caractères généraux* 138
V.5.2. — *Corps de l'os* 139
V.5.3. — *Extrémité proximale* 139
V.5.3.1. — *Face postéro-dorsale* 139
V.5.3.2. — *Face antéro-dorsale* 139

Source : MNHN, Paris

V.5.3.3. — *Face ventrale* 139
V.5.3.4. — *Bord dorsal* 141
V.5.3.5. — *Bord postérieur* 141
V.5.3.6. — *Bord antérieur* 141
V.5.4. — *Extrémité distale* 141
V.5.4.1. — *Face postéro-dorsale* 141
V.5.4.2. — *Face antéro-dorsale* 142
V.5.4.3. — *Face ventrale* 142
V.5.4.4. — *Les bords* 142
V.5.5. — *Variations* 142
V.6. — Radius 142
V.6.1. — *Caractères généraux* 142
V.6.2. — *Face externe* 143
V.6.3. — *Face interne* 144
V.6.4. — *Bord antérieur* 144
V.6.5. — *Bord postérieur* 144
V.6.6. — *Les extrémités acticulaires* 144
V.6.7. — *Variations* 144
V.7. — Cubitus 145
V.7.1. — *Caractères généraux* 145
V.7.2. — *Face dorsale* 145
V.7.3. — *Face externe* 145
V.7.4. — *Face interne* 145
V.7.5. — *Bord antérieur* 145
V.7.6. — *Bord postérieur* 146
V.7.7. — *Face articulaire proximale* 147
V.7.8. — *Face articulaire distale* 147
V.7.9. — *Variations* 147
V.8. — Carpiens, métacarpiens et phalanges 147
VI. — CEINTURE PELVIENNE ET MEMBRE POSTÉRIEUR 148
VI.1. — Préliminaires 148
VI.2. — Plaque pubo-ischiale 148
VI.2.1. — *Généralités* 148
VI.2.2. — *Face externe ou infero-externe* 149
VI.2.3. — *Face interne* 150
VI.2.4. — *Bord circonférentiel symphysaire et articulaire* 150
VI.2.5. — *Bora diamètral externe* 150
VI.2.6. — *Cavité cotyloïde et ceinture pelvienne* 150
VI.3. — Ilion 152
VI.3.1. — *Généralités* 152
VI.3.2. — *Face externe* 152
VI.3.3. — *Face interne* 154
VI.3.4. — *Bord antérieur* 154
VI.3.5. — *Bord postérieur* 154
VI.3.6. — *Face articulaire ilio-transversaire (ilio-sacrée)* 154
VI.3.7. — *Face articulaire inférieure* 155
VI.3.8. — *Variations* 155

Source : MNHN, Paris

VI.4. — Fémur 155
VI.4.1. — *Corps de l'os* 155
VI.4.2. — *Extrémité externe* 155
VI.4.2.1. — *Face ventrale* 155
VI.4.2.2. — *Face dorsale* 156
VI.4.2.3. — *Bord antérieur* 157
VI.4.2.4. — *Bord postérieur* 157
VI.4.3. — *Extrémité interne* 157
VI.4.3.1. — *Généralités* 157
VI.4.3.2. — *Face ventrale* 157
VI.4.3.3. — *Face dorsale* 157
VI.4.3.4. — *Bord antérieur* 157
VI.4.3.5. — *Face postérieur* 158
VI.4.4. — *Faces articulaires* 158
VI.4.4.1. — *Face articulaire proximale* 158
VI.4.4.2. — *Face articulaire distale* 158
VI.4.5. — *Variations* 158
VI.5. — Tibia 159
VI.5.1. — *Généralités* 159
VI.5.2. — *Corps de l'os* 159
VI.5.2.1. — *Face externe* 159
VI.5.2.2. — *Face interne* 159
VI.5.2.3. — *Face antérieure* 159
VI.5.3. — *Extrémité proximale* 159
VI.5.3.1. — *Face externe* 159
VI.5.3.2. — *Face interne* 161
VI.5.3.3. — *Face antérieure* 161
VI.5.3.4. — « *Plateau tibial* » 161
VI.5.4. — *Extrémité distale* 161
VI.6. — Péroné 161
VI.6.1. — *Généralités* 161
VI.6.2. — *Face externe* 161
VI.6.3. — *Face interne* 163
VI.6.3.1. — *Extrémité supérieure* 163
VI.6.3.2. — *Extrémité inférieure* 163
VI.6.4. — *Bord antérieur* 163
VI.6.5. — *Bord postérieur* 163
VI.6.6. — *Face articulaire supérieure* 164
VI.6.7. — *Face articulaire inférieure* 164
VI.7. — Tarsiens, métatarsiens et phalanges 164
VII. — DÉFINITION DU FOSSILE 164

TROISIÈME PARTIE

DESCRIPTION DE *METOPOSAURUS AZEROUALI*

I. — PRÉLIMINAIRES .....
II. — DESCRIPTION DU CRÂNE 165
II.1. — Caractères généraux 165
II.1.1. — *Morphologie générale et matrique* 165
II.1.2. — *Ornementation du toit crânien* 167

Source : MNHN, Paris

II.1.3. — *Sillons sensoriels* 167
II.1.4. — *Morphologie et relations osseuses du toit crânien* 168
II.1.5. — *Caractères généraux du palais* 169
II.1.6. — *Caractères généraux de la face occipitale* 169
II.1.7. — *Caractères généraux de la mandibule* 169
II.2. — Ostéologie 171
II.2.1. — *Toit crânien* 171
II.2.2. — *Palais* 171
II.2.3. — *Face occipitale* 172
II.2.4. — *Mandibule* 172
III. — AUTRES ÉLÉMENTS OSSEUX CONNUS 172
III.1. — Plastron thoracique 172
III.1.1. — *Provenance du matériel* 172
III.1.2. — *Caractères généraux* 173
III.1.3. — *Clavicule* 173
III.1.4. — *Interclavicule* 173
III.1.5. — *Récapitulation* 176
III.1.6. — *Autres types* 176
III.2. — Pièces du gisement VII bis 176
IV. — DÉFINITION DU FOSSILE 177

QUATRIÈME PARTIE

DESCRIPTION DE *METOPOSAURUS LYAZIDI*

I. — PRÉLIMINAIRES 179
II. — DESCRIPTION DU CRÂNE 180
II.1. — Spécimens étudiés. Matériel d'étude 180
II.2. — Caractères généraux et ostéologie sommaire 180
II.3. — Conséquences systématiques 181
III. — DÉFINITION DU FOSSILE 182

CINQUIÈME PARTIE

DESCRIPTION DE *ALMASAURUS HABBAZI*

I. — PROVENANCE DU MATÉRIEL ET GÉNÉRALITÉS 183
II. — MATÉRIEL 183
III. — DESCRIPTION DU CRÂNE 185
III.1. — Préliminaires 185
III.2. — Morphologie générale et métrique 186
III.3. — Anatomie du crâne 187
III.3.1. — *Principales affinités perceptibles* 187
III.3.2. — *Sillons sensoriels* 187

Source : MNHN, Paris

III.3.3. — *Ostéologie du toit crânien et de la partie dorsale de l'occiput* 191
III.3.4. — *Ostéologie du palais* 195
III.3.5. — *Ostéologie de l'arrière-crâne* 201
III.3.5.1. — *Généralités* 201
III.3.5.2. — *Massif occipital médian* 201
III.3.5.3. — *Ailes de la face occipitale* 204
III.3.5.4. — *Endocrâne* 207
III.3.5.5. — *Ossification dorsale de la boîte crânienne* 210
III.4. — Anatomie mandibulaire 212
III.4.1. — *Préliminaires* 212
III.4.2. — *Face externe* 214
III.4.3. — *Face interne* 215
III.4.4. — *Face dorsale* 216
IV. — LE RACHIS 216
IV.1. — Préliminaires. Matériel 216
IV.2. — Vertèbres prépelviennes 216
IV.2.1. — *Centre vertébral* 216
IV.2.1.1. — *Face ventrale* 217
IV.2.1.2. — *Faces latérales* 217
IV.2.1.3. — *Faces antérieure et postérieure* 217
IV.2.1.4. — *Face dorsale* 217
IV.2.2. — *Pleurocentre* 218
IV.2.2.1. — *Face dorsale* 218
IV.2.2.2. — *Faces antérieure et postérieure* 218
IV.2.2.3. — *Face ventrale* 218
IV.2.3. — *Arc neural* 218
IV.3. — Vertèbres post-pelviennes 219
IV.4. — Conclusions 220
V. — CÔTES 221
V.1. — Côtes prépelviennes 221
V.2. — Côtes transverses (?) 221
V.2.1. — *Généralités* 221
V.2.2. — *Extrémité proximale* 222
V.2.2.1. — *Face dorsale* 222
V.2.2.2. — *Face ventrale* 222
V.2.3. — *Corps de l'os* 222
V.2.4. — *Extrémité distale* 222
VI. — PLASTRON THORACIQUE VENTRAL 222
VI.1. — Interclavicule 222
VI.1.1. — *Type d'ornementation* 223
VI.1.2. — *Morphologie* 223
VI.2. — Clavicule 224
VII. — HUMÉRUS 224
VII.1. — Face postéro-supérieure 224
VII.2. — Face antéro-supérieure 225
VII.3. — Face ventrale ou inférieure 226
VII.4. — Bord antéro-ventral 226

Source : MNHN, Paris

VII.5. — Bord dorsal 226
VII.6. — Bord postéro-ventral 226
VIII. — FÉMUR 227
IX. — FORMES DE STÉGOCÉPHALES VOISINES DE *ALMASAURUS HABBAZI* 227
IX.1. — Préliminaires 227
IX.2. — Toit crânien 229
IX.2.1. — *Préliminaires* 229
IX.2.2. — *Éléments comparatifs* 229
IX.2.3. — *Conclusions et éléments de diagnose* 230
IX.3. — Face palatine 232
IX.3.1. — *Éléments comparatifs* 232
IX.3.2. — *Discussion* 233
IX.3.3. — *Éléments de diagnose* 234
IX.4. — Arrière et endocrâne 234
IX.4.1. — *Éléments comparatifs* 234
IX.4.2. — *Discussion* 236
IX.4.3. — *Éléments de diagnose et conclusion* 237
X. — POSITION SYSTÉMATIQUE DE *ALMASAURUS HABBAZI* 237
X.1. — Récapitulation des affinités 237
X.2. — Insertion taxonomique de *Almasaurus habbazi* 239
X.3. — Définition du fossile 243

SIXIÈME PARTIE

CONCLUSION GÉNÉRALE 245
BIBLIOGRAPHIE 247
PLANCHES 255

Source : MNHN, Paris

PREAMBULE

Cette étude n'aurait pas pu être menée à bien si je n'avais pas bénéficié de l'aide efficace de multiples personnes et organismes. C'est vrai en particulier pour la partie technique de ces recherches qui fut davantage l'œuvre d'une équipe que l'action d'un seul homme. Qu'il me soit permis de délaisser les rigueurs du protocole au profit d'un historique rapide des différentes participations à ces recherches.

J'ai été orienté vers le Trias marocain par M. J.-P. Lehman, Professeur au Muséum, alors que je recherchais un sujet de thèse de troisième cycle qui impliquât un contact direct avec le terrain et avec les différentes techniques utilisées en Paléontologie. C. Arambourg venait de publier avec F. Duffaud une note (1960) qui concernait quelques restes fragmentaires de vertébrés découverts en éboulis par Duffaud à l'extrémité nord du couloir d'Argana. C. Arambourg s'était déjà rendu sur le terrain avec G. Choubert, A. Faure-Muret, Hottinger et Duffaud pour vérifier les découvertes de ce dernier. J'entrepris en 1962 ma première mission. Chacun doutait à cette époque de la fertilité réelle des couches rouges du couloir d'Argana, et ce fut surtout une mission d'exploration.

Les recherches qui s'étendirent de 1962 à 1969 bénéficièrent des subventions annuelles du C.N.R.S. (Centre National de la Recherche Scientifique) subvention faisant partie des dotations de crédits de mission faites par le C.N.R.S. à l'Institut de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle. Mais par une aide importante en personnel technique, en véhicules et en matériel de mission, en mettant aussi à ma disposition dès novembre 1964 des locaux de travail pour l'établissement d'un atelier de préparation de fossiles, le Service de la Carte Géologique du Maroc a pour sa part largement contribué au succès de ces recherches. Coopérant avec le Service de la Carte, le B.R.P.M. (Bureau de Recherches Pétrolières et Minières) effectua de nombreuses fois le transport, de l'Atlas à Rabat, des récoltes faites sur le terrain à chaque mission. En 1966 il m'accorda en outre l'aide d'une équipe de minage pour préparer l'exploitation du gisement XI.

Pour faciliter mes déplacements sur le terrain ainsi que la préparation du matériel le C.N.R.S. accepta mon installation à Rabat entre 1964 et 1969, près de cinq ans pendant lesquels je consacrai mon temps aux missions sur le terrain (1965 et 1966 pour les plus productives) et à la préparation du matériel grâce à l'aide, principalement, de MM. Ouazzou et Laaroussi, employés du Service de la Carte Géologique du Maroc et de MM. Azeroual et Habbaz, paysans vivant en pays Irohalène, sur le Trias marocain, devenus prospecteurs d'os puis préparateurs de fossiles. Rien de sérieux n'aurait pu être fait sans ces quatre collaborateurs.

Depuis 1962, en mission au Maroc, puis y résidant, j'ai toujours trouvé l'appui efficace des Directeurs de la Géologie ou des Chefs du Service de la Carte Géologique du Maroc : MM. Benkirane, Diouri, Choubert, Ennadifi. Depuis mon retour en France (1969) M. Hilali, actuellement Directeur de la Géologie au Maroc et M. Boudda, Chef du Service de la Carte, ont facilité mes récentes missions. Plus généralement les ingénieurs du Service de la Carte Géologique du Maroc m'ont accueilli comme l'un des leurs, aidé dans les différentes phases du travail et conseillé efficacement. Je fus également aidé par des Ingénieurs du Service d'Étude des Gîtes Minéraux du Maroc : MM. Agard, Saadi-Moussa, Tixeron. Ce dernier voulut bien me transmettre les résultats principaux de ses recherches sédimentologiques et cartographiques sur le couloir d'Argana avant leur publication, à l'occasion de ma soutenance de Thèse, en 1970. J'avais d'ailleurs eu l'occasion de confronter sur le terrain mes résultats avec les siens.

Source : MNHN, Paris

L'Institut de Paléontologie du Muséum Nationale d'Histoire Naturelle, qui est mon laboratoire d'attache, me prodigua lui aussi une aide constante. J'ai eu l'occasion de dire la responsabilité de M. Lehman, mon Directeur de Thèse, dans l'initiation à cette recherche. Son aide s'est poursuivi tout au long de son élaboration. M. P. Barrat, technicien à l'Institut de Paléontologie du Muséum participa avec efficacité aux mission de 1963 et 1965. Ultérieurement je devais bénéficier de la collaboration indispensable de Mesdames Pilard puis Balkany, dessinatrices, de M. Serette, photographe, de Messieurs Sonilhac et Havard-Duclos dans la préparation de certaines pièces anatomiques.

Ce serait faire preuve d'ingratitude d'oublier que MM. les Professeurs Anthony et Piveteau furent, l'un mon parrain au C.N.R.S., l'autre le responsable de l'enseignement de troisième cycle que je reçus et que tous deux suivirent l'évolution de ces recherches puis firent partie de mon jury de Thèse, en 1970.

Qu'il me soit permis d'associer toutes ces personnes, tous ces organismes, dans mes remerciements. Ma gratitude va à tous d'égale façon car sans doute n'y a-t-il pas au cours du travail scientifique de phase moins noble ou moins utile que d'autre, le chercheur ne faisant que se trouver à la croisée des chemins et ayant plutôt un privilège qu'un mérite : celui de réunir à ses quelques connaissances et observations personnelles ces diverses aides, compétences ou secours puis de les exprimer pour son propre compte.

Source : MNHN, Paris

PREMIÈRE PARTIE

INTRODUCTION

PRÉSENTATION DES AFFLEUREMENTS ET DES GISEMENTS

I. — AVANT-PROPOS

Dès 1828 le géographe René Caillé traversait le Haut-Atlas. La première coupe de la chaîne sera due à l'Anglais Maw seulement en 1871. En 1888, J. Thomson mène une importante expédition dans l'Atlas du Sud de Marrakech et dans le Haouz, et publie en 1889 ses observations. Aux noms de ces pionniers on peut ajouter ceux que Neltner appelle les précurseurs : A. Brives et L. Gentil. Pour Brives, dans le territoire que nous appellerons domaine oriental du Haut-Atlas seul le Permien est représenté dans la série rouge. P. Lemoine, autre précurseur, montrera que le Trias y existe également. Brives avait attribué aussi au Permien les conglomérats inférieurs de la haute vallée de l'Assif n'Aït Moussa (appelés par E. Duffaud, 1964, « conglomérats de l'Assif n'Aït Driss »). Louis Gentil signale des débris végétaux indéterminables (aiguilles de Conifères) au Tizi Oukhij et l'âge permo-triasique de ces formations est pour lui acquis.

Ces premières recherches se firent dans des conditions particulièrement difficiles et au milieu de réels dangers physiques. De plus, ainsi que le souligne Neltner (1938), les trois géologues qui se partagèrent la tâche d'explorer le domaine du Haut-Atlas rencontrèrent une grosse difficulté : la grande rareté des fossiles. Neltner écrit : « A moins de chance extraordinaire, seule une étude patiente, faite à loisir, permet la recherche méthodique des gîtes et les hardis précurseurs ne pouvaient se livrer à ce travail, obligés qu'ils étaient de suivre les chemins principaux et souvent de se hâter sur ceux-ci... ». Cette remarque vaut encore plus pour la recherche des vertébrés et explique leur découverte assez tardive.

La recherche géologique dans le Haut-Atlas prendra dans les années 30 une tournure plus systématique.

En 1931 Moret montre les analogies existant entre les affleurements de la région de Khénifra et ceux du Haut-Atlas et en conclut que le « Permo-Trias » de l'Atlas de Marrakech est une série continentale subdésertique.

Neltner abordera en 1938 l'étude de la partie la plus centrale du Haut-Atlas et essaiera de réunir en une synthèse les travaux de géologues déjà plus nombreux (L. Clarion, F. Leca, N. Gouskow, etc...), travaux concernant les niveaux qui sont aujourd'hui attribués au Stéphano-Autunien ou au « Permo-Trias ». Citant les découvertes faites par H. Termier de plantes permiennes vers Knénifra et au Bou Achouch (région d'Oulmès), celles de Clarion et Gouskow au voisinage d'Aït Ziffa, il estime possible que le complexe rouge monte, par place, jusque dans la base du Lias.

Selon Roch (1939) une partie au moins des grès et argiles du Stéphano-Trias se serait déposée sous l'action des eaux (présence de ripple-marks). Il nie que des conditions désertiques aient prévalu

Source : MNHN, Paris

et imagine un pays de savanes sous un climat de type soudanais... En 1950 il propose de réserver l'appellation de Trias et de Keuper-Infra-Lias (suivant en cela Neltner), en l'absence de faune, aux assises du sommet de la série. Ce qui paraît ici intéressant est l'utilisation du terme « Keuper ».

Les grandes monographies concernant les territoires du Haut-Atlas feront alors place aux études de détails que nous rencontrerons au cours de notre étude.

En 1958, F. Duffaud, levant une coupe dans la vallée Irohalène, au Nord du couloir d'Argana, découvrit les premiers fragments osseux de vertébrés triasiques que devait décrire C. Arambourg. Mes propres recherches, basées sur cet acquis, débutèrent en 1962 par une mission dans le Nord du couloir d'Argana.

L'étude paléontologique qui suivra n'a pour objet qu'une partie de la faune découverte de 1962 à 1969 dans le couloir d'Argana. Quatre principales missions de fouilles et de prospection eurent lieu en 1962, 1963, 1965, 1966. Plusieurs autres missions d'importance moindre, s'attachèrent à approfondir l'élucidation de problèmes de détail. Leur but était par exemple ou bien d'approfondir localement notre connaissance d'un niveau donné (compléter la faune recueillie dans un gisement par extension de la fouille) ou bien encore d'élargir géographiquement, et éventuellement stratigraphiquement, le champ des recherches. Cette dernière préoccupation fut celle des années 1967 et 1969. En 1967 j'ai reconnu paléontologiquement certains affleurements de roches rouges permiennes ou triasiques dans le Maroc central (Bou Achouch, région de Khénifra) ou dans l'Atlas (domaine « permo-triasique » oriental). En 1969 un effort de prospection plus important que par le passé a été porté sur les niveaux qui soulèvent le plus de problèmes stratigraphiques puisque, au mieux, on peut préciser leur position entre le Trias inférieur et moyen, et que l'on peut même éventuellement imaginer qu'ils puissent comprendre aussi le Permien supérieur. Pour la première fois des os ont été localisés en place dans ces couches.

Les formes d'Amphibiens qui seront décrites ici ont été découvertes progressivement de 1962 à 1966. Les renseignements qu'elles pourront apporter aux géologues n'apparaîtront sûrement que lorsque cette étude pourra s'intégrer à celle, plus vaste, de l'ensemble de la faune.

II. — GÉNÉRALITÉS SUR LE « PERMO-TRIAS » MAROCAIN

II.1. — Terminologie.

Les assises déposées au Maroc entre le Westphalien et le Lias après la phase majeure des plissements hercyniens, constituent un ensemble stratigraphique au sein duquel il a été longtemps impossible de mettre en évidence des unités bien individualisées. La diversité des faciès, le caractère incomplet des séries étudiées, l'existence de plusieurs discordances comme l'abondance des failles, expliquent les difficultés d'analyse rencontrées par le géologue en face d'ensembles contemporains d'aspects si variés et les appellations multiples par lesquelles on a tenté de définir et désigner ces complexes.

Précisons avant tout que pour cette courte présentation des différentes unités, sans préjuger de leur nature marine ou continentale, je me servirai des travaux d'ensemble de H. Termier (1936), P. Fallot (1937), E. Roch (1950), G. Choubert et J. Marçais (lexique stratigraphique, 1956), mais également d'études concernant des problèmes plus locaux, tels ceux de J. Kornprobst (1966) et J. C. Griffon (1966). Lorsqu'il sera plus précisément question du couloir d'Argana, j'utiliserai les publications de R. Ambroggi (1963), R. Feys et Ch. Greber (1963) ainsi que de rapports non publiés faisant partie des archives du Service d'Étude des gîtes minéraux du Maroc. La stratigraphie du couloir d'Argana sera essentiellement basée sur les travaux inédits de M. Tixeron, travaux que M. Tixeron m'a aimablement autorisé à utiliser. On trouvera dans la partie bibliographique d'autres indications concernant des auteurs que nous n'avons pas cités plus haut.

C'est d'abord par comparaison avec celles d'Algérie que les couches post-westphaliennes et anté-liasiques du Maroc ont été le plus souvent nommées « Permo-Trias ». Devant l'impossibilité d'attribuer de façon précise telle ou telle couche à un niveau géologique précis, il est encore souvent commode de parler de « Permo-Trias ». C'est dans cet esprit que j'utiliserai ce terme pour les affleurements du

Source : MNHN, Paris

Haut-Atlas ou même ceux du couloir d'Argana, lorsqu'ils sont situés à l'Est d'Argana par exemple. Il va de soi que l'utilisation de cette expression tendra de plus en plus à se restreindre au fur et à mesure que nos connaissances de la formation d'Argana progresseront.

Le terme de « Stéphano-Trias » a été employé lorsque des découvertes de plantes stéphaniennes ont montré la présence de Carbonifère supérieur à la base de la série : par exemple à propos de la série compréhensive formée par le Stéphano-Autunien des Ida-ou-Zal et des couches du couloir d'Argana ou de la série de l'oued Zat et de la boutonnière des Aït Ziffa au Nord-Ouest du plateau du Yagour.

Lorsque certains auteurs ont constaté que le Lias calcaire sus-jacent aux basaltes atlasiques était incomplet à la base, ils ont été amenés à penser que le Lias inférieur pouvait être impliqué dans les couches du sommet de la série rouge et ils ont parlé alors de « Stéphano-Lias ». Ce terme a été suggéré par H. Termier en 1938. Il précisait bien que cette appellation pourrait être valable jusqu'à ce que des travaux ultérieurs permettent de préciser la stratigraphie. C'est d'ailleurs un problème qui demeure partiellement en suspens, les basaltes atlasiques n'étant pas exactement datés et certaines couches rouges reposant sur les basaltes.

Nous avons parlé ci-dessus de « Stéphano-Autunien ». Cette désignation s'appliquera aux affleurements très polymorphes, rarement rouges, dont la flore montre que le Stéphanien moyen et supérieur, l'Autunien inférieur, y sont représentés. Ces couches sont surmontées par les couches rouges proprement dites et en fixent ainsi l'extension inférieure au Sud-est du couloir d'Argana, dans la région des Ida-ou-Zal. Enfin, on parle de Trias-Infra-Lias à propos des couches rouges les plus supérieures lorsque le passage au Lias est difficile à préciser.

II.2. — Les différents domaines « permo-triasiques » marocains non atlasiques.

II.2.1. — *Domaine rifain.*

Dans la zone paléozoïque, au Nord-Est de la dorsale calcaire, J. Kornprobst observe un Permien à faciès « Verrucano » (le verrucano alpin est un micro-poudingue à grains siliceux multicolores avec dominante de grains rouges). Ce Permien est transgressif en sub-concordance sur le Paléozoïque ancien. Des niveaux de marnes schisteuses, violacées ou vertes, s'intercalant dans la série, ont fourni *Walchia piniformis* (Milliard, 1969).

Dans la dorsale calcaire rifaine, par analogie avec le Trias bétique, et en l'absence de fossile, M. Blumenthal et P. Fallot (1937) avaient considéré comme Werfénien un ensemble commençant par un conglomérat de gros galets de quartz blanc, de lydiennes et d'éléments primaires, à ciment gréseux, et se poursuivant par un épais complexe gréseux principalement violacé. Mais la découverte par Y. Milliard de *Walchia piniformis* (cf. ci-dessus) démontre l'âge permien de la quasi totalité de cette formation. L'âge de son sommet est toutefois incertain.

A ces couches continentales font suite des dolomies grises datées par des invertébrés découverts par P. Fallot et qui évoquent le Muschelkalk. J.-C. Griffon parle de ce fait pour la série inférieure de « Permo-Werfénien », pensant qu'elle englobe également le Trias inférieur tandis que les dolomies représentent le Trias moyen et supérieur. Des Diplopores ont été découverts en 1959 dans ces dolomies par M. Mattauer.

Dans les zones externes du Rif, orientales et prérifaines, le terme de « Salifère » a été employé de façon volontairement indéterminée. Actuellement, en partant d'analogies de faciès, on attribue au Trias ces marnes rouges violacées avec sel et gypse, qui jouent par leur plasticité un rôle tectonique important. Ce salifère est déposé en très grandes épaisseurs et le sel existe parfois à l'état de montagnes. Il donne fréquemment lieu à des phénomènes diapiriques. Il est préférable de ne pas employer le terme de lagunaire à propos de ces formations certaines recherches actuelles amenant à concevoir que les évaporites ont pu se déposer dans des bassins marins non fermés, avec apport permanent d'eau et subsidence. Ainsi pourraient s'expliquer les énormes épaisseurs de sels constatées par sondage.

Source : MNHN, Paris

II.2.2. — *Domaine situé entre les chaînes bordières du Rif et le Haut-Atlas.*

Il est difficile d'y caractériser de façon succincte le « Permio-Trias » car il existe une marqueterie de sous-régions présentant leurs particularités.

Dans la Mésèta, ce sont probablement les grès argileux et les argiles rouges qui dominent. Du gypse et du sel abondent dans certaines de ces argiles et les variations d'épaisseurs sont très grandes. Des conglomérats à éléments de Paléozoïque marquent parfois le début de la série. Dans la région de Kasbah-Tadla, affleurent dans la plaine des Cbougrane des conglomérats rouges discordant sur le Viséen. Toutes ces formations sont, si l'on en croit les faciès, probablement triasiques, mais il est difficile de les dater de façon précise en l'absence de fossile.

Le « Permo-Trias » du Causse moyen-atlasique présente davantage d'intérêt car H. Termier découvrit en 1928 dans des grès fins intercalés dans les conglomérats rouges de Khénifra des *Walchia piniformis*. Cette flore, qui contient aussi *Odontopteris crenulata, Sphenophyllum longifolium*, est comparable à celle des grès rouges autuniens de Lodève. Le niveau fossilifère étant situé assez haut dans la série, peut-être le stéphanien est-il représenté par une partie des couches inférieures. Les couches de base sont des conglomérats rouge-violacé ou pourpres, à galets de Primaire, auxquels succèdent des grès verdâtres, des argiles grises non salées et non gypseuses, etc... J'ai consacré une courte mission à la reconnaissance, dans un but comparatif, des couches de Khénifra, des Chougrane, mais aussi du Bou Achouch (au Nord d'Oulmès) où existe un Autunien daté par une flore (H. Termier et A. Carpentier, 1930). Avec mon équipe j'ai retrouvé une flore dans la région de Khénifra, mais la prospection trop rapide des couches rouges a été sans résultat. Il serait nécessaire de prospecter plus longtemps ces assises de Khénifra dont l'aspect lithologique rappelle certains lits fertiles de la région d'Argana. Il ne semble pas que les niveaux du Bou Achouch méritent d'être longuement prospectés encore que ces appréciations intéressant les recherches de Vertébrés soient probablement formulées trop rapidement.

II.2.3. — *Domaine présaharien.*

Dans le Bassin de Béchar, les niveaux qui nous intéressent sont représentés par d'épaisses formations rouges intercalées de lits de schistes noirs bitumineux, avec couches de houille bitumineuse à fossiles (*Anthracomya elongata, Estheria limbata, Candona elongata*). Il s'agirait de Stéphanien succédant au Westphalien sans discordance ni lacune. Dans le bassin du Guir, le Permien serait également représenté au-dessus du Stéphanien.

II.3. — Domaine atlasique

II.3.1. — *Préliminaires.*

La sédimentation gréseuse et conglomératique se développe ici pleinement. (Nous l'avons certes rencontrées dans les Chougrane ou dans la région de Khénifra, mais dans l'Atlas les puissances se mesurent en milliers de mètres, surtout en ce qui concerne les niveaux post-autuniens. Pourtant R. Feys et Ch. Greber estiment déjà à 1 500 ou 2 000 mètres la puissance du Stéphano-Autunien des Ida-ou-Zal). En ce qui concerne les couches rouges proprement dit du couloir d'Argana, M. Tixeron parle d'une puissance globale de 6 000 mètres au niveau d'Argana. Dans le bassin de Khénifra il s'agissait encore de 1 000 mètres de sédiments. Les chiffres avancés pour le couloir d'Argana donnent une idée de l'importance des phénomènes de subsidence qui affectèrent le couloir. La série d'Argana, par son homogénéité et la présence d'Autunien supérieur très épais et d'une épaisseur considérable de couches intermédiaires, peut être y considérée comme une des séries « permo-triasiques » les plus complètes du Maroc.

Les affleurements « permo-triasiques » de l'Atlas se répartissent en deux grands ensembles que l'on a tendance, surtout par commodité, à dénommer bassins, concept peut-être trop précis à ce stade de l'étude. Cette notion est ainsi exprimée par R. Ambroggi (1963) : « Essayant de reconstituer le pay-

Source : MNHN, Paris

sage de l'époque triasique on peut imaginer une vaste dépression au milieu de la chaîne hercynienne déjà très fortement érodée, avec de vastes étendues surélevées où le sol rouge s'est élaboré quand le climat était encore humide, puis un transport des terres rouges dans un bassin de subsidence ».

Employer le terme de « bassin » me paraît peu ou prou introduire une idée de sédimentation indépendante ou préférentielle dans les limites définies par le terme. On ne peut pas tenter de se faire une représentation du milieu de vie de la faune découverte dans des affleurements donnés, faune toujours incomplète, sans avoir une conception des conditions d'apport et de dépôt terrigènes, conception qui permette d'imaginer les relations de la faune locale avec un territoire continental plus vaste. Cette conception ne doit donc pas être restrictive *a priori*. Or, même dans son sens le plus large, il me semble que le terme de « bassin » ferme un tant soit peu l'éventail des réponses possibles.

Avec des arguments plus géologiques que faunistiques quant à eux, R. Feys et Ch. Greber écrivent en 1963 à propos des affleurements stéphano-autuniens du Sous (Ida-ou-Zal, Ida-ou-Ziki, Ida-ou-Mérouane) : « Il vaut mieux éviter d'employer le terme de bassin pour décrire le Stéphanien et l'Autunien du Sous puisque les limites cartographiques du gisement sont tectoniques et sans rapports avec la paléogéographie ». Une telle remarque s'applique, me semble-t-il aux affleurements d'Argana, même si la tectonique rend évident le phénomène de subsidence. Par ailleurs, la paléogéographie post-hercynienne de l'Atlas est encore à bien des égards conjecturale. La prudence doit être encore plus grande pour les affleurements situés à l'Est des Massifs anciens de l'Atlas, dans la mesure où leur morcellement (quelle qu'en soit la cause), la variété de leur lithologie, n'ont reçu aucune explication d'ensemble. Parler de « bassin oriental » serait anticiper sur la géologie de détails. C'est pourquoi j'emploierai plutôt le terme d'ensemble. L'ensemble oriental représente les affleurements compris entre les Massifs anciens du Haut-Atlas à l'Ouest et sensiblement la transversale de Télouet à l'Est (*cf.* carte 1). L'ensemble occidental est le couloir d'Argana.

II.3.2. — *Ensemble « permo-triasique » atlasique oriental.*

II.3.2.1. — *Généralités.*

Le Stéphanien et l'Autunien y existent sous les roches rouges, datés par des plantes, dans la région comprise entre la vallée de l'Oued Ourika et celle de l'Oued Zat. Il s'agit de la boutonnière des Aït Ziffa où P. Bertrand a reconnu *Walchia linearifolia* et *Mixoneura neuropteroides* (Stéphanien moyen).

Selon des documents inédits obligemment communiqués par Si Saadi Moussa, l'Autunien existerait au Nord de Talataste, de part et d'autre de l'Oued Zat et serait représenté par des argiles et des grès violacés. Nous verrons un peu plus loin quels sont les points fossilifères rencontrés dans la vallée de l'Oued Zat ou sur les pentes voisines. Il ne semble pas qu'un de ces gisements puisse se trouver dans l'Autunien présumé, si l'on en croit d'une part les faciès rencontrés et les levés géologiques de Saadi Moussa. Seul le point de coordonnées 299/93,3 (voir plus loin p. 20) peut prêter à discussion et être tout en bordure de l'Autunien. Je disposais à l'époque d'une carte de reconnaisance au 100 000e qui ne permettait guère une localisation précise des gisements et d'un levé géologique sans fond topographique.

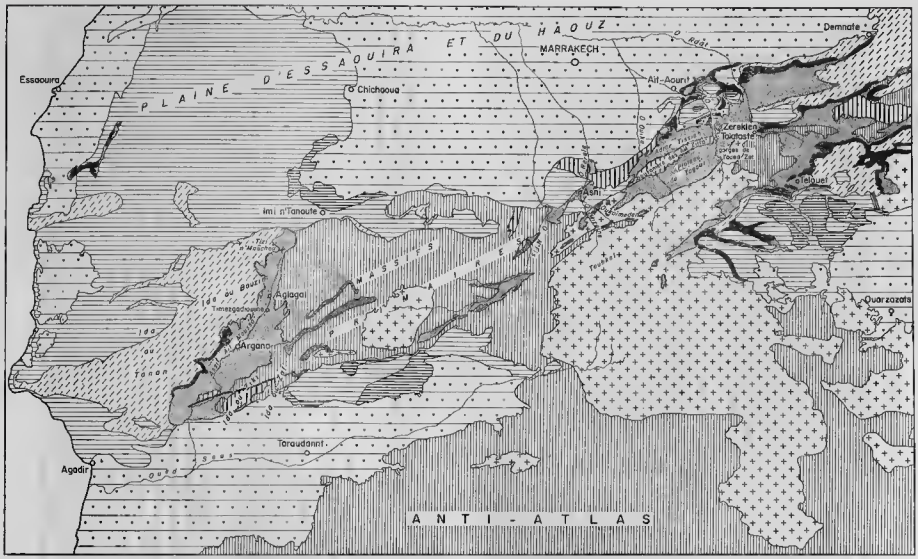
Dans la boutonnière des Aït Ziffa qui s'étend à l'Ouest de Talataste (à l'entrée des gorges de l'Oued Zat), le Stéphanien débute par des conglomérats, un grès conglomératique ou grossier. Les sédiments s'affinent au sommet pour passer progressivement aux formations rouges du « Permo-Trias » dont il est impossible de préciser le début. On peut remarquer que le niveau à plantes est stéphanien moyen à Aït Ziffa alors qu'il est stéphanien supérieur dans le Sous (Ida-ou-Zal). Ainsi que le souligne Neltner (1938), on peut se demander si l'extension verticale des espèces identifiées a été suffisamment étudiée et si les deux formations ne seraient pas contemporaines.

En ce qui concerne la nature des sédiments rouges, on retrouve, comme dans le couloir d'Argana, des conglomérats, des grès, des argiles et marnes, des basaltes, sans toutefois observer dans un même lambeau, à ma connaissance du moins, la variété lithologique observée dans le couloir d'Argana.

Dans le domaine oriental du Haut-Atlas les principales unités d'affleurements sont les suivantes :

Source : MNHN, Paris

CARTE nº 1.



1 2 3 4 5 6 7 8 9

CARTE nº 1. — Carte géologique du Haut-Atlas occidental au 1/1 000 000e. Elle a été dessinée d'après la carte géologique au 1/500 000e du Service de la Carte Géologique du Maroc.

1. Cristallin. — 2. Cambro-Silurien. — 3 Tufs volcaniques du Géorgien terminal. — 4. Houiller. — 5. Permo-Trias et Basaltes sus-jacents. — 6. Jurassique. — 7 Crétacé. — 8. Tertiaire. — 9. Quaternaire.

Source : MNHN, Paris

a) Affleurements du cours du N'Fis et de la Mizaine. Ce sont par exemple les grès du Jebel Matate et les argiles salifères d'Asni-Imarirhen. Au Sud, la sédimentation devient plus gréseuse, voire conglomératique.

b) Les Haut-plateaux permo-triasiques. Ils flanquent, au Nord, le massif hercynien depuis le pied du Toubkal jusqu'au cours de l'Oued Rdat à l'Est. La sédimentation gréseuse avec intercalation de lits argileux y prédomine. Le plateau du Yagour englobe la boutonnière à couches stéphaniennes d'Aït Ziffa (cf. Carte 1).

II.3.2.2. — *Reconnaissance paléontologique de cet ensemble.*

En 1967 j'ai effectué la reconnaissance de quelques-unes des régions « permo-triasiques » du Haut-Atlas. Je donnerai ci-après la liste des trajets de prospection suivis. Pour aboutir à des conclusions plus décisives que celles dont je ferai part, il faudrait que la prospection pût être menée par plusieurs équipes disposant d'un temps suffisant. Les affleurements reconnus en 1967 représentent une superficie considérable. C'est pourquoi la prospection a été menée par « coupes restreintes » ou encore « coupes en sondage ». Le sens technique que je donne à cette expression est le suivant : prospection localisée des éboulis et des affleurements effectuée en coupant un ou plusieurs termes d'une série à l'exclusion des autres. Lorsque des esquilles sont repérés dans une couche banc fossilifère fait l'objet d'une attention particulière sur quelques centaines de mètres d'affleurements, quelles que soient les dimensions des esquilles.

Je citerai ci-après quelques-uns des parcours effectués et certains des résultats de ces recherches :

— *Piste d'Asni à Imeli.* Des esquilles osseuses ont été recueillies en plusieurs points entre Tinitine et Annfalkou. Une « coupe restreinte » sur le Jebel Matate n'a pas confirmé ces espoirs.

— *Dépression salifère d'Imarirhen.* Tout le pourtour de la dépression a été prospecté sans résultat.

— *Affleurements autour de Ouirgane (Agouni).* Pas de résultat.

— *Talaat N'Yacoub.* L'équipe a prospecté la butte de grès face à la Kasbah Goundafa, de l'autre côté du N'Fis ; coordonnées approximatives (234/447 ; Carte de reconnaissance I. G. N. « Tizi N'Test »). Pas d'esquille.

— *Piste de Mzouzit.* L'embranchement est situé sur la piste du Tizi N'Test à environ 8 km au Sud de Talaat N'Yacoub. Une trace tridactyle douteuse a été repérée sur des tables de grès à quelques kilomètres de l'embranchement, au point de coordonnées approximatives 226/444,5.

— *Tirknit.* Une « coupe restreinte » a été menée, sans résultat, sur une butte au-dessus du village de Tirknit au Sud-Ouest du col du Tizi N'Test.

Je signalerai aussi en passant quelques « coupes restreintes » qui ont été menées sur des termes liasiques ou crétacés dans le but essentiel d'acquérir une représentation personnelle des niveaux rouges non triasiques. C'est ainsi qu'un gisement à Dinosaures a été découvert sur le côté de la piste de Tahnaoute à Sidi Fars. J'y reviendrai dans une note ultérieure. Cette piste aujourd'hui difficilement praticable aux voitures de tourisme était autrefois la route goudronnée qui menait de Marrakech à l'Oukaïmeden (actuellement la principale station de ski du Maroc). Il est presque certain que des os de Sauropodes géants ont dû être hachés par les outils des cantonniers lors du tracé de la route. Nous avons extrait de ce gisement plusieurs os de membres incomplets portant des traces de calcination, ainsi qu'une dent.

Dans le Crétacé rouge d'Asni-Wansero nous avons découvert des dents de Reptiles et quelques fragments osseux sans que ces restes paraissent identifiables. Leur découverte peut avoir un intérêt au moins historique : je rappellerai que K. von Fritsch (1881) a d'abord attribué au Permo-Trias les grès rouges surmontant les basaltes triasiques de la région d'Asni. Brives, en y trouvant des Rhynchonelles, a permis de dater ces grès : ils seraient du Crétacé inférieur.

— *Vallée du Zat.* Cette région nécessitera ultérieurement une étude paléontologique plus approfondie. Les points fossilifères reconnus sont les suivants (on peut se reporter à la carte de reconnaissance I. G. N. « Télouet »).

++ Avant Souk-el-Arba, quelques kilomètres avant Talataste, des fragments de Stégocéphales stéréospondyles ont été trouvés en place dans les « Conglomérats et grès argileux rouges » au

Source : MNHN, Paris

point de coordonnées 297/98,5 (Carte de Télouet déjà citée). Ce terme était considéré antérieurement, et il n'y a pas lieu, semble-t-il, de remettre en cause cette position stratigraphique, comme la base du Trias au sein des affleurements considérés.

++ Les « Argiles et grès violacés » (Autunien ?), un peu plus loin vers Souk-el-Arba, n'ont livré aucune esquille.

++ De 1 kilomètre à 1,5 kilomètre de la maison forestière à l'Est, nous avons localisé un gisement de restes fragmentaires de petits vertébrés. Le niveau est sans doute celui des « Conglomérats et grès argileux rouges ». (Coordonnées 299/93,3).

++ Au Sud de Talataste les gorges de l'Oued Zat s'enfoncent dans les grès rouges. Les parois des gorges montrent l'affleurement de bancs de grés roses massifs entre lesquels s'intercalent de petits bancs de schistes gréseux qui facilitent le décollement de blocs gréseux énormes puis leur éboulement C'est sur un de ces blocs que l'un des membres de l'équipe a trouvé une dent postérieure d'un grand Phytosaure, genre déjà rencontré dans le couloir d'Argana au sommet du niveau des « grès et argiles silteuses rouges ». Coordonnées : 298,2/92.

Par suite de diverses circonstances (maladie de l'un des membres de l'équipe) nous n'avons malheureusement pas eu le temps de prospecter les plateaux et la boutonnière qui s'étendent entre le Zat et l'Ourika.

++ Route du Tizi N'Tichka (Marrakech-Ouarzazate). Des esquilles osseuses ont été remarquées en plusieurs points de la route de Ouarzazate, notamment quelques kilomètres au Nord de l'embranchement de la piste de Zerekten. Coordonnées 308/98 et 308,3/96,8.

++ Route de Télouet. Des « coupes restreintes » rapides ont été effectuées de part et d'autre de la route. Des esquilles n'ont été trouvées qu'en un seul point, prouvant seulement que le sédiment n'est pas azoïque. Signalons aussi à proximité de Télouet des minéralisations de cuivre, malachite et azurite, ressemblant à des amas de plantes.

La vallée du Tessaout nous a été fermée, l'une des pistes qui pouvait conduire à l'amont étant coupée par les pluies, la principale route étant barrée à l'entrée de la vallée d'amont pour les travaux du barrage alors en construction.

II.3.2.3. — *Conclusions.*

Quel peut être le bilan de cette reconnaissance paléontologique des affleurements « permo-triasiques » du Haut-Atlas ?

Il est possible de faire quelques constatations.

— Des vertébrés ont habité pendant le Trias ce qui est maintenant le Haut-Atlas.

— Les principaux parcours effectués et prospectés nous ont permis de découvrir des esquilles osseuses ou des restes identifiables. Or ces sondages ne peuvent être considérés que comme très superficiels si l'on tient compte de l'immense surface représentée par les affleurements « permo-triasiques » du Haut-Atlas. On ne peut absolument pas conclure à la fertilité plus ou moins grande du Haut-Atlas triasique par rapport à ce que nous connaissons dans le couloir d'Argana.

— Les indices les plus significatifs ont été recueillis dans l'oued Zat.

— Les argiles de la région d'Asni-Imarhiren (niveau supérieur du Trias ?) ne semblent pas à première vue fossilifères.

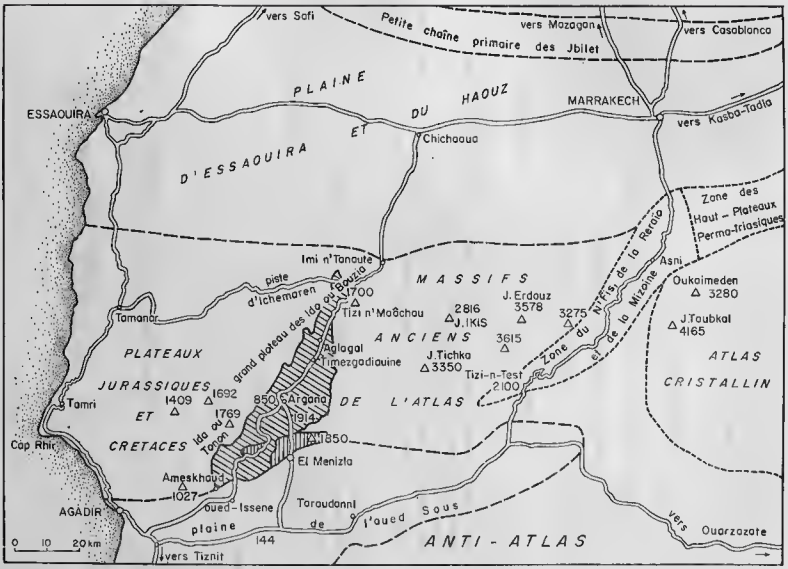
— La série triasique semble avoir plutôt moins d'extension vers le bas que celle d'Argana. C'est ce que semblerait indiquer l'existence de Stéréospondyles assez bas dans la série de l'Oued Zat.

— On peut avancer l'hypothèse que l'énorme masse des grés de Zerekten correspond au sommet des « Grès et argiles silteuses rouges » dans le couloir d'Argana (voir plus loin tableau 1). C'est ce qu'indiquerait la présence de grands Phytosaures dans cette série.

— La présence de Stéréospondyles à la base et de Phytosaures au sommet de la série de l'oued Zat permet de lui attribuer au moins à titre d'hypothèse un âge Trias supérieur. Cependant, les restes découverts sont encore trop fragmentaires, me semble-t-il, pour que l'on soit trop affirmatif en l'occurrence.

Source : MNHN, Paris

CARTE nº 2.



CARTE nº 2. — Situation géographique du « couloir d'Argana ». Carte au 1/1 000 000e.

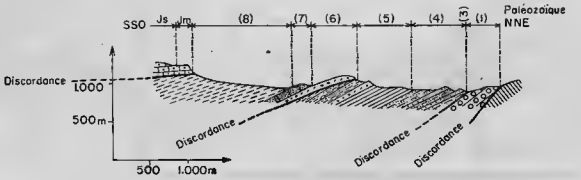
La nouvelle route goudronnée qui joint Chichaoua, au Nord, à Agadir, au Sud, passe quelques kilomètres à l'Ouest de la piste figuré ici dans le couloir d'Argana. Cette route longe presque constamment le pied de la falaise jurassique, suivant ainsi les niveaux supérieurs de la formation d'Argana.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 1. — Coupe lithostratigraphique des formations permo-triasiques, de la base au sommet et d'Est en Ouest, à la hauteur d'Argana.

	Coupures de Tixeron (1970 non édité)	Coupures de Duffaud (1964)
	Paléozoique.	
	Discordance	
PERMO-TRIAS	Série inférieure	
	t. 1. Conglomérat de base très grossier, puis en bancs bien réglés.	Conglomérat de l'Assif n'Aït Driss.
	t. 2. Grès rouges et niveaux de conglomérats intraformationnels au sommet. (c'est dans ces grès que se situent les niveaux fossilifères les plus bas).	Grès de Tourbiain. Conglo mérat de Tiskey. Argiles des Aït Moussa.
PERMIEN	Discordance	Discordance
TRIAS	Série intermédiaire.	
	t. 3. Conglomérat.	Conglomérat de Tanameurt.
	t. 4. Aréno-lutites feuilletées sableuses et bancs de grès grossiers avec minces niveaux de conglomérats intraformationnels.	Argiles de Timesgadiouine. Grès d'Aglegal.
	t. 5. Grés et argiles silteuses rouges. (un niveau fossilifère à la base, un autre au sommet).	Grès et argiles de l'Assif Irohalène.
	Discordance	
	Série supérieure.	
	t. 6. Grès roses avec localement des conglomérats à la base.	Grès de Tadrart-Ouadou.
	t. 7. Grès bruns d'Argana (cuprifères).	
	t. 8. Aréno-lutites feuilletées argilo-sableuses salifères et basalte à structure doléritique.	Argiles d'Argana et Basaltes.
	Discordance	
	Infra-Lias.	

COUPE nº 1.



COUPE nº 1. — Coupe levée par M. Tixeron à l'extrémité septentrionale du « couloir d'Argana ».

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 2.

A) Coupe 1. — Transversale du couloir à la hauteur d'Argana. Puissances respectives des niveaux. La série est complète et la coupe montre tous les niveaux avec un affleurement maximum.

	Affleurements	*Puissances apparentes*
Série inférieure	t 1 environ	2 000 m
	t 2	1 800 m
	t 3	4 à 5 m
Série intermédiaire	t 4	500 m
	t 5	500 m
	t 6	30 à 40 m
Série supérieure	t 7	100 m
	t 8	1 000 m
	basaltes	200 m

soit un total de plus de 6 000 m.

B) Coupe 2. — Transversale des affleurements au nord du couloir. Puissances respectives des niveaux.

Série inférieure	t 1	250 m
	t 3	2 à 3 m
Série intermédiaire	t 4	500 m
	t 5	500 m
	t 6	30 à 40 m
Série supérieure	t 7	100 m
	t 8	750 m

Soit un total d'environ 2 000 m.

II.3.3. — *Ensemble « permo-triasique » atlasique et occidental : couloir d'Argana.*

II.3.3.1. — *Généralités sur le couloir d'Argana.* (Cf. carte de situation géographique n° 2).

L. Gentil puis E. Roch ont donné le nom de « couloir permo-triasique d'Argana-Bigoudine » à une bande d'affleurements à dominance gréseuse dont la couleur va du brun au rouge brique. Cet ensemble géologique s'étend Nord-nord-est/Sud-sud-ouest sur environ 75 kilomètres. Sa largeur Est-Ouest est au maximum de 20 kilomètres. Il constitue une dépression entre le massif paléozoïque du Haut-Atlas (à l'Est) et les plateaux jurassiques puis crétacés terminant l'Atlas à l'Ouest. C'est au Pliocène que l'Assif Aït-Moussa s'est imposé entre le Paléozoïque et les couches secondaires plus tendres, déblayant d'abord ces dernières pour entamer ensuite le Trias (R. Ambroggi, 1963). Le système hydrographique du torrent a creusé un véritable couloir entre la chaîne orientale primaire des Ida-ou-Mahmoud (2 500 mètres) et le plateau jurassique des Ida-ou-Tanan et Ida-on-Bouzia. Presqu'à l'extrémité Nord des affleurements d'Argana se trouve le col du Tizi N'Maâcbou (1 500 m). Sa situation septentrionale vient de ce que la source du torrent principal est elle-même très au Nord. Des phénomènes de capture sont probablement intervenus. Au Nord du col, c'est le système hydrographique du petit

Source : MNHN, Paris

Assif Irohalène qui draine vers le Nord-ouest la vallée Irohalène. Il a orienté ce faisant la direction des affleurements dans la même direction, alors qu'au Sud du col les affleurements sont orientés selon la direction générale du couloir (Nord-nord-est/Sud-sud-ouest). Le couloir d'Argana est pincé au Nord entre le Paléozoïque et le Mésozoïque. La vallée de l'oued Imi N'Tanoute, installée au contact des deux formations citées, prolonge en quelque sorte la trouée du couloir vers le Nord, c'est-à-dire la plaine du Haouz. Au Sud, le couloir débouche de façon abrupte sur la plaine du Sous.

II.3.3.2. — *Stratigraphie des affleurements du couloir d'Argana.*

L'exposé qui va suivre est la présentation des données géologiques encore inédites * que M. Tixeron m'a très aimablement transmises en février 1970 en m'autorisant à les utiliser. F. Duffaud ayant travaillé sur les mêmes affleurements entre 1958 et 1964, les coupures qu'il avait effectuées dans la série seront citées également dans ces pages. Basé sur des appellations géographiques ces coupures sont parfois plus concrètes que des indices et seront donc parfois employées dans cet exposé (« grès de Tourbïain » par exemple). D'un autre côté l'emploi d'appellations géographiques pour les coupures stratigraphiques n'est pas sans danger car elles sont rarement représentatives de leur lithologie réelle. De plus, ainsi que le fait remarquer M. Tixeron, les corrélations avec d'autres régions du Maroc deviennent impossibles.

On trouvera ci-après les documents suivants :

a) La coupe lithostratigraphique des formations triasiques, de la base au sommet et d'Est en Ouest, à la hauteur d'Argana (tableau 1). Les niveaux fossilifères recensés jusqu'à juin 1975 se situaient à la base et au sommet des « grès et argiles silteuses rouges » (homologue des « grès et argiles de l'Assif Irohalène » de Duffaud et le troisième niveau, découvert en juin 1969 au sein du t2 de M. Tixeron (« grès de Tourbïain » de F. Duffaud). Un riche gisement à Cyclotosauridés a été découvert en été 1975 dans le t4.

Dans deux précédentes publications (1964 et 1966) j'avais situé à tort dans les « grès de Tadrart Ouadou » le niveau fossilifère supérieur de la série alors qu'en fait ce niveau était toujours dans les « grès et argiles de l'Assif Irohalène » c'est-à-dire, dans la nomenclature de M. Tixeron, les « grès et argiles silteuses rouges ». Cette erreur provenait du fait, mis en évidence par M. Tixeron, que selon Duffaud les « grès de Tadrart Ouadou » sont limités à la dernière barre de grès roses ou incluent les dernières barres des « grès et argiles de l'Assif Irohalène » selon que l'on se trouve au Sud ou au Nord du Tizi N'Maâchou. Pour des raisons de même nature le grand Phytosaure découvert dans la région d'Alglegal-Amzri, gisement XVIII (cf. carte 5), (j'ai écrit en 1966 : région de Timesgadiouine) et classé alors dans les « argiles d'Argana » se trouverait aussi dans les bancs supérieurs des « argiles et grès de l'Assif Irohalène » comme le grand Phytosaure d'Imziln-Aït Allab (gisement XV) ou celui du gisement VIII. Les deux grandes espèces de Phytosaures connues dans la formation seraient donc contemporaines.

Selon la cartographie établie par F. Duffaud, les « grès et argiles de l'Assif Irohalène » débutent tantôt au sommet de la seconde barre des « grès d'Aglegal » (Nord du Tizi N'Maâchou) tantôt plus haut dans la série (Sud du Tizi N'Maâchou). Le niveau fossilifère inférieur de la série intermédiaire se trouvait donc tantôt à la base, tantôt au sein de cette série.

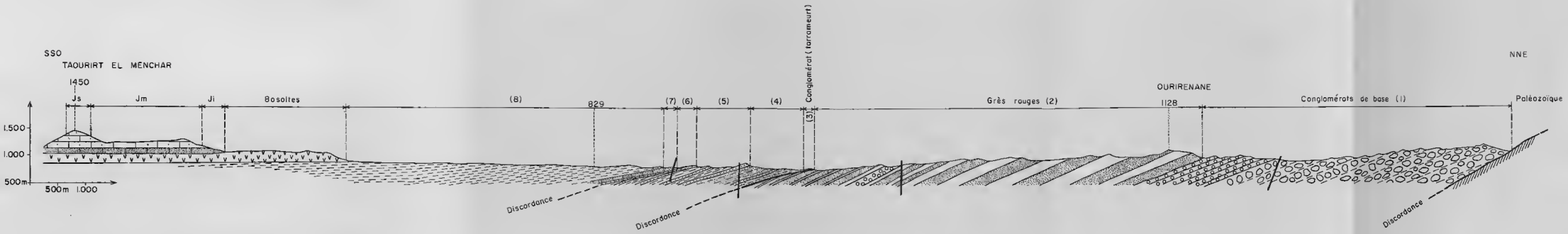
La discordance séparant la série inférieure de la série intermédiaire a été découverte par F. Duffaud. Celle qui sépare la série intermédiaire de la série supérieure (sous le t6 ou « grès de Tadrart Ouadou » a été observée par M. Tixeron en 1968 et c'est elle qui permet de séparer sans ambiguïté le t5 du t6 c'est-à-dire les « grès et argiles de l'Assif Irohalène » des « grès de Tadrart Ouadou ».

b) Une coupe géologique (coupe 1) levée à l'extrémité septentrionale du couloir et un tableau (tableau 2 A) donnant les puissances des affleurements.

c) Les mêmes documents que les précédents (coupe 2 et tableau 2 B), pour une coupe levée à la hauteur d'Argana.

* La carte géologique au 1/50 000e « Imi N'Tanoute » est cependant actuellement (1975) en instance de parution. M. Tixeron a effectué pour cette carte les levés des affleurements triasiques du couloir d'Argana.

Source : MNHN, Paris



Coupe nº 2. — Coupe levée à la hauteur d'Argana, par M. Tixeron.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

On peut remarquer sur ces coupes que ce qui distingue, pour l'essentiel, le Nord du couloir de sa partie méridionale (région d'Argana) est moins une diminution de puissance des sédiments (les séries intermédiaires et supérieures conservent pratiquement leurs puissances), qu'une absence de presque toute la série inférieure. Il faut noter aussi l'absence de basaltes au sommet du « Permo-Trias » (mais peut-être existent-ils sous le Jurassique moyen transgressif).

Dans la coupe 2 toujours, la réduction apparente de t8 est due à la transgression de Jm sur lui, et n'implique pas forcément une réduction réelle.

Précisons enfin que les puissances indiquées ne sont qu'apparentes, car les niveaux sont plus ou moins rabotés par les discordances successives.

d) Les levés de M. Tixeron à l'extrémité septentrionale du couloir d'Argana (carte 3). Les couleurs devant être remplacées par un figuré, j'ai supprimé le fond topographique et agrandi deux fois cette carte afin que les contours demeurent lisibles. J'insérerai le fond topographique (I.G.N., 1 000 000e, feuille d'Imi N'Tanoute) à part pour y situer les gisements fossilifères (carte 4).

II.3.4. — *Quelques apports actuels des découvertes de Vertébrés à une conception générale du « Permo-Trias » atlasique.*

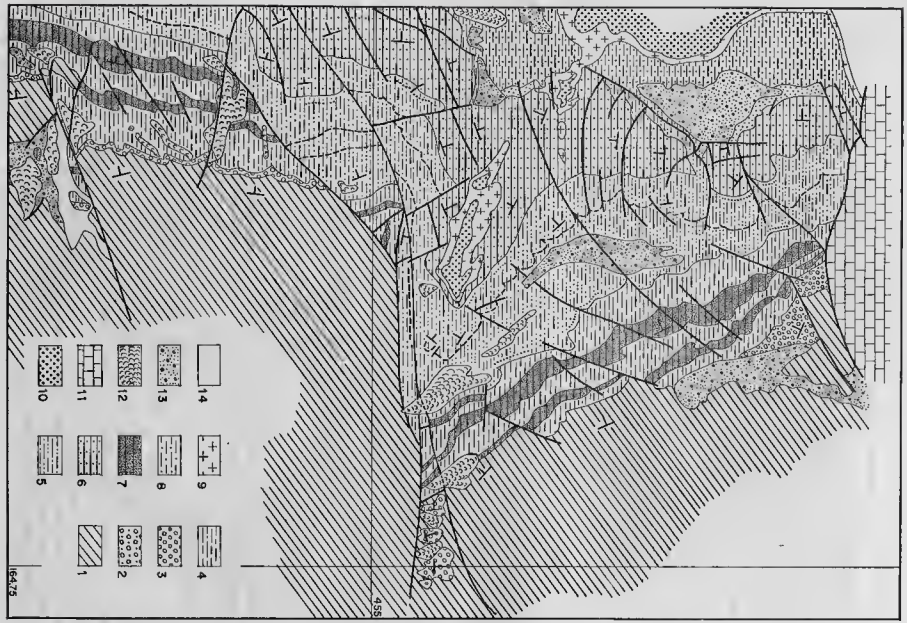
II.3.4.1. — *Stratigraphie.*

Le domaine oriental présente, ainsi que nous l'avons vu, certaines analogies stratigraphiques avec le domaine occidental (le couloir d'Argana). Nous n'y avons trouvé pour le moment que des fossiles du Trias supérieur, du reste trop fragmentaires pour être pris définitivement en considération. Il ne peut s'agir que de premières indications. Selon ces quelques restes osseux, ce qui est considéré comme la base de la série de Talataste, serait déjà du Trias supérieur, si l'on admet que les Métoposauridés n'ont pas d'extension sous le Trias supérieur. Toujours à titre d'hypothèse, les « grès de Zerekten » correspondraient aux couches supérieures du niveau des « grés et argiles silteuses rouges », dans lesquels on a trouvé les mêmes Phytosaures (cf. p. 20). Il serait curieux de savoir si une discordance intraformationnelle existe dans les « grès de Zerekten » car une analogie apparaîtrait avec celle que M. Tixeron mit en évidence en 1968 à la base des « grès de Tadrart-Ouadou ». Encore faut-il être conscient de ce que la discordance citée a sans doute eu des causes très locales, en relation avec la subsidence de la surface post-hercynienne.

Une autre remarque est, qu'hormis l'Autunien non confirmé de Talataste, il n'y aurait dans la série de l'oued Zat que du Trias supérieur. Cette conception d'une lacune totale du Permien moyen et supérieur, ainsi que d'une partie du Trias, formulée clairement par Ambroggi (1963), est à l'étude pour le couloir d'Argana, conçu au sens large, c'est-à-dire en y adjoignant les deux unités stéphano-autuniennes du Sous. En tout état de cause, une certaine ressemblance de stratigraphie existe entre la série d'Ait-Ziffa-Talataste et celle d'Argana. Peut-être une étude géologique comparative du domaine oriental devrait-elle commencer par la région des Ait-Ziffa-Talataste. C'est également par l'oued Zat que devra probablement commencer la recherche paléontologique dans le domaine « permo-triasique » oriental.

Si le sommet de la série est désormais mieux connu, un problème stratigraphique non résolu dans le couloir d'Argana est celui concernant l'âge des assises t1 et t2 (« Conglomérats de l'Asif n'Ait Driss », « Grès de Tourbiain », « Conglomérats de Tiskey », « Argiles des Ait Moussa », dans la nomenclature de F. Duffaud). Des plantes ont été découvertes dans cette série inférieure. En effet R. Feys et Ch. Greber (1963) signalent avoir trouvé dans le talweg de l'oued Talaint'Youni, à l'Ouest d'El Mnizla et au sud des affleurements stéphano-autuniens des Ida-ou-Zal, dans les grès rouges du « Permo-Trias », des fossiles végétaux parmi lesquels des rameaux du genre *Brachyphyllum* Brongniart. Les auteurs précisent qu'en raison du contact tectonique avec le Stéphano-Autunien, il n'est pas sûr que ces grès représentent la base de la série rouge. La deuxième découverte des végétaux dans les niveaux de base de la série d'Argana est celle, faite par De Koning, au voisinage d'Iferd, de *Voltzia heterophylla*. A ma connaissance ces deux flores n'ont pas fait l'objet d'une publication descriptive. Pourtant, étant donné l'importance des questions impliquées, il serait sans doute souhaitable que soient précisés la description de ces *Brachyphillum* et *Voltzia* découverts au sud du couloir, avec la discussion de leur extension

Source : MNHN, Paris



Carte nº 3. — Levés géologiques de la partie nord du « couloir d'Argana » effectués en 1969 par M. Tixeron. Échelle 1/50 000e. Les levés ont été portés sur le fond topographique I. G. N. 1/100 000e, carte d'Imi N'Tanoute. Nous reproduisons ici les levés, en figuré, sans le fond topographique.

1. Paléozoïque. — 2 = t_1. — 3 = t_2. — 4 = t_4. — 5 = t_5 (grès et argiles silteuses rouges). — 6 = t_6. — 8 = t_8. — 9 = Jurassique moyen. — 10 = Jurassique supérieur. — 11 = Crétacé. — 12 = Éboulis de pente, cônes de déjection. — 13 = Quaternaire récent (basses terrasses limoneuses). — 14 = Alluvions récentes.

Barres de grès intercalées dans le t_4. — En pointillé fin : t_7.

Cliché C.E.R.M.F.I., Paris

CARTE n° 4.

CARTE n° 4. — Fond topographique concernant la partie nord du couloir d'Argana. Fragment de la Carte I. G. N. « Imi N'Tanoute au 1/100 000e, reproduit ici au 1/50 000e. Les emplacements de gisements, sauf le XVIII, ont été rapportés sur cette carte. Certains noms de villages, inexacts, sur la carte I. G. N., ont été corrigés. Le village d'Alma, non porté sur la Carte I. G. N. est noté ici. Les gisements sont marqués d'un point et entourés d'un cercle.

Source : MNHN, Paris

verticale possible. Les coordonnées des gisements à *Voltzia* et la situation approximative de celui à *Brachyphyllum* ayant été données, il sera alors facile de les replacer dans leur contexte stratigraphique, à la lumière des récents levés de M. Tixeron, et d'en tirer les enseignements possibles. D'après les localisations indiquées, il semble probable que les gisements à *Voltzia* se situent dans le t1 ou la base du t2. S'il est confirmé que cette flore caractérise valablement le Trias, il faudra admettre que la série rouge proprement dite est uniquement triasique.

Nous pouvons aussi avoir un espoir raisonnable d'arriver à une datation relative de la base de la série rouge par les Vertébrés. En juin 1969 étaient découverts les premiers restes osseux fossilisés sous la discordance intraformationnelle inférieure. La prospection a parmis de tirer parti de ces indices lors de la mission effectuée en été 1975 et plusieurs gisements ont été localisés dans la région d'Argana, près du douar d'Irerhi. Les niveaux fossilifères sont encore situés au sommet du niveau t2. Cependant des indices existent dans les termes plus bas situés des « grès de Tourbïain », voire pour certains dans le t1 : empreintes diverses, terriers de vers, un ou deux coprolithes, deux esquilles osseuses. J'attribue un certain intérêt à ces restes car ce sont des manifestations comparables que l'on retrouve dans les niveaux fossilifères connus du couloir d'Argana, témoignant probablement de conditions de vie favorables. Elles sont souvent associées à des ripple-marks. On trouve par exemple ces indices presqu'au sommet du Jebel Asserdrar sur son flanc sud-est. S'il fallait une autre raison pour ne pas qualifier hâtivement de stériles les niveaux les plus inférieurs de la série d'Argana (exception faite des plantes), on pourrait aussi invoquer le début relativement lent des découvertes de gisements dans la vallée Irohalène.

II.3.4.2. — *Conditions de dépôt des couches fossilifères, paléoclimat, paléogéographie.*

La découverte en juin 1969 d'un gisement à Métaposauridés dans les « grès et argiles silteuses rouges », à deux kilomètres d'Argana, montre l'extension des Batraciens très au sud de la zone fossilifère primitivement connue. A 500 m de ce gisement, une empreinte tridactyle de Dinosaure a été également découverte. Il s'avère donc de plus en plus probable que des conditions analogues régnaient sur une grande partie du territoire triasique de l'Atlas actuel, et cette conclusion est corroborée par les quelques restes osseux découverts dans la région de l'Oued Zat.

La faune trouvée dans la partie septentrionale du couloir d'Argana est représentative d'un assez grand nombre de groupes : Actinoptérygiens, Dipneustes, Batraciens, Reptiles. Dans une note précédente (1967) j'avais essayé de montrer la dominance dans cette faune de formes aquatiques. Cette faune semble exclure définitivement pour le Maroc et pour les niveaux fossilifères considérés un régime de climat désertique, conclusion qui était d'ailleurs, pour le Maroc à peu près admise avant les preuves paléontologiques. E. Roch propose dès 1939, comme modèle, un pays de savane sous un climat de type soudanais. Il ne paraît pas sans danger de faire appel à des schémas d'explication trop actualistes, dans la mesure où c'est restreindre au seul cadre des paramètres terrestres actuels, la valeur explicative des modèles utilisées : composition actuelle de l'atmosphère, extension actuelle des océans et des glaciers, positions des tropiques, etc... Il ne peut s'agir que d'approximation.

La faune recueillie est donc celle d'un pays aux ressources en eau abondantes. La Paléontologie peut difficilement aller au-delà de cette appréciation et la Pédologie est plus habilitée à en saisir les nuances. La note de G. Millot, J. Perriaux, J. Lucas (1961) cerne brièvement et clairement ce problème. Pour ces auteurs :

1. — La rubéfaction n'est pas « un phénomène localisé en des régions étroites mais au contraire dévolu a de vastes territoires ».

2. — « Dans l'essentiel, il s'agit de l'altération d'un socle cristallin en pays chaud, à saisons alternativement pluvieuses et sèches », climat intermédiaire entre les climats tempérés et les climats tropicaux humides. Les températures moyennes étaient probablement inférieures à celles conduisant à des sols ferrugineux tropicaux (25°C).

3. — Cette alternance de périodes à grande pluviosité et de périodes sèches pouvant atteindre l'aridité aurait entraîné une érosion « vigoureuse, entretenue, déblayant sans cesse les arènes rubéfiées et venant accumuler ces dernières dans les plaines de sédimentation à chaque flot saisonnier ».

Source : MNHN, Paris

Dans le cas nous intéressant, celui des horizons à Vertébrés du niveau t5 (« grès et argiles silteuses rouges »), peut-être devrait-on atténuer cette conception d'une période sèche pouvant atteindre l'aridité. Ce caractère accusé peut difficilement rendre compte d'une faune exigeant une certaine permanence des apports en eau.

Si nous tentons alors de nous faire une image du paysage triasique de ce qui est maintenant l'Atlas, nous pouvons, avant d'en revenir aux Vertébrés, nous rappeler que J. Bourcart écrivait en 1937 que la surface de base du Trias, là où elle n'a pas été déformée par des mouvements du cycle alpin, est incroyablement plane. Cette remarque de J. Bourcart est rejointe par les travaux plus récents de J. Ricour (1962) sur l'Europe occidentale : « ... le cadre dans lequel se sont formés les dépôts triasiques est celui d'un continent structuralement très vieux, dont tous les reliefs marquants ont été estompés ou effacés durant la période permienne. C'est ce paysage tout à fait spécial qui permet d'expliquer certaines particularités des dépôts triasiques ».

C'est même l'hypothèse de la formation des gisements de sels dans d'immenses marais salants soumis à une intense évaporation sous un climat désertique, qui est remise aujourd'hui en question. Le type de sédimentation intéressée est ici le t8 * : Aréno-lutites feuilletées argilo-sableuses salifères (« Argiles d'Argana » chez F. Duffaud). J. Bourcart et J. Ricour, dans leur communication au Congrès d'Alger (1952, parue en 1954) proposaient un mode de dépôt des couches à évaporites selon lequel les niveaux salifères du Trias seraient le résultat de la consolidation de grosses épaisseurs de vases gorgées d'eau enrichie en sels. En 1962, J. Ricour propose deux autres processus : oxydation épigénétique de sulfures et précipitation directe dans des portions de mers isolées de l'Océan libre, par des seuils émergés ou non. Nous verrons en quoi cette dernière hypothèse, peut expliquer certaines particularités de quelques-uns des gisements marocains, ou plus précisément, être en accord avec la significaton possible de ces particularités.

Par conséquent, ce qui se dégage des différentes études, après la notion d'un Trias à saisons alternées très humides et sèches c'est celle d'un territoire d'épandage très plat. Ce territoire, par accentuation de la subsidence, aurait pu être envahi par la mer dans la dernière phase, salifère, du Trias marocain, mais sous faible épaisseur d'eau.

La notion de *chotts*, d'abord développée par E. Roch (1939, 1950) puis reprise en 1963 par Ambroggi est difficilement soutenable. Celle de Trias lagunaire ou estuarien n'a également qu'une valeur explicative très restreinte, reposant essentiellement sur la présence d'*Estheria* dans certains niveau de la série.

Que peuvent apporter face à ces données pédologiques ou sédimentologiques, les observations paléontologiques faites sur le terrain ?

Dans le gisement VIII nous verrons (p. 32) que les rostres et crânes de Phytosaures, pareils à des gouvernails, se sont orientés avant fossilisation dans une direction privilégiée. Par contre dans des gisements comme le XIII (Métoposauridés géants, cf. p. 37), les directions d'orientation des crânes de Stégocéphales obéissent au hasard : deux modes de vie, deux milieux différents, qui nous aident à interpréter le paysage triasique. Les Phytosaures vivaient sans doute en milieu fluviatile alors que les Métoposaures (que l'on trouve aussi, à l'état de fragments, dans les couches à Phytosaures) étaient des animaux de marécages. Dans les deux cas cette faune fossile sous-entend que l'eau ait été présente continuellement.

Au sommet du t5 (« grès et argiles silteuses rouges »), et associé à des Métoposaures, ont été découverts des *Equisetum*, en 1962. Roch avait signalé des *Equisetites* sur la piste d'Argana bien antérieurement. Les *Equisetum* sont en général des plantes de climat chaud et humide. Seules ces conditions permettent d'imaginer la biomasse de cette végétation ou la variété des espèces présentes. On admettrait mal qu'une faune à spectre large comme celle du niveau fossilifère inférieur des « grès et argiles silteuses rouges » se soit accommodée d'une flore résiduelle. Il est plus commode d'imaginer, même si elle est relativement pauvre en espèce, une flore permanente aussi bien arborescente que basse, ou arbustive.

Avant de préciser ce que peut être notre modèle paléoclimatique et paléogéographique un fait

* Le t_8 est demeuré jusqu'à ce jour (après la mission d'été 1975) rigoureusement afossilifère.

Source : MNHN, Paris

au moins demande un essai d'explication : en trois gisements nous observons un phénomène de « mort-en-masse » de Stégocéphales. Il s'agit des gisements XIII, XIX et XXI. La faune du XXI n'a pas été dégagée, il ne peut donc en être question pour une explication du phénomène.

Dans le gisement XIX (p. 35), sans qu'une analyse précise du gisement ait été encore faite, nous pouvons remarquer que les pièces osseuses sont généralement dispersées et que les dimensions des crânes fossilisés sont très voisines. L'hypothèse d'une accumulation post-mortem est donc plausible et n'a pas de signification générale.

En ce qui concerne par contre le XIII, les données d'observation sont différentes : les Stégocéphales ont péri dans un milieu à sédimentation calme : une cuvette de vingt à trente mètres de diamètre. Les individus en bordure de cuvette sont assez nettement dissociés. Ils sont de plus en plus complets lorsque l'on s'approche du centre de cette cuvette. Cette gradation est apparue nettement tout au cours des fouilles de 1965 et 1966. Là encore sans qu'une étude biométrique détaillée ait été poursuivie, une constatation s'impose : on trouve dans cette population des crânes dont la longueur varie de 25 à 65 cm, ce qui devait constituer la dimensions maximum dans ce groupe.

De ce bref examen découlent deux conclusions principales. D'une part, étant donné la très faible épaisseur du niveau fossilifère et l'intrication des fossiles, on doit admettre que ces animaux sont morts dans un bref intervalle de temps. D'autre part la disparition de la classe des Batraciens dont la longueur du crâne est inférieure à 25 cm ne pouvant pas s'expliquer par un manque d'ossification du squelette qui en aurait empêché la fossilisation, il faut plutôt envisager l'entraînement des plus petits individus en dehors des limites de leur biotope, avant fossilisation. *A priori*, et pour ce gisement, le phénomène de mort-en-masse pourrait faire appel à plusieurs explications : assèchement du biotope, submersion totale, infection d'un marécage surpeuplé par des unicellulaires, siphonage du marécage ou des causes multiples conjointes. Ces explications supposeraient toutes l'asservissement de ces Batraciens à leur milieu par incapacité à se déplacer longuement sur terre ferme.

Sans rejeter des explications complémentaires, car il est le plus souvent impossible d'expliquer de façon univoque un phénomène naturel un tant soit peu complexe, la disparition des plus petits individus, la dislocation des individus fossilisés à la périphérie du gisement, conduisent à proposer le schéma suivant : Il y aurait eu arrivée dans le biotope soit d'une eau de salinité incompatible avec la physiologie de l'espèce en cause, soit de matériaux détritiques (boue par exemple). Le courant d'invasion aurait emmené les cadavres les plus petits, les autres demeurant dans la poche marécageuse désormais inhabitable. Ce phénomène dut être fréquent. La mobilité sans doute réduite des individus les plus grands permet de l'admettre plus facilement.

En ce qui concerne le paysage, il faut imaginer un pays plat, presque le niveau de base des fleuves, où une variation sensible du régime des eaux se répercute partout. Nous n'avons aucune preuve nette de submersion marine prolongée. Nous ne pouvons pas analyser la signification des Actinoptérygiens présents au gisement XI. Mais parmi ces Actinoptérygiens, sont fossilisés les Stégocéphales (*Almasaurus*) que je décrirai plus loin. Comme nous le verrons, leur affinités avec les Trématosaures sont plutôt moins grandes que celles qu'ils ont avec d'autres groupes triasiques. Aucun invertébré marin n'a été trouvé dans ces couches. Aucune quantité remarquable d'évaporites n'y est présente à ma connaissance.

J. Ricour dit en parlant des grès à *Voltzia* d'Europe : « ce dépôt devait se former dans une sorte de marge continentale en bordure d'un continent extrêmement plat, dont l'Europe actuelle, avec son relief jeune ne donne aucune idée. Le moindre mouvement de subsidence permettait l'arrivée des faunes marines qui, d'ailleurs, ne pouvaient subsister bien longtemps... Dans cette marge continentale, les fleuves (ou, dans certains cas, les canaux de jusant) se creusaient des lits divagant ». On retrouve une reconstitution très proche chez Gall J.-C. (voir son ouvrage de 1971 et plus particulièrement, en ce qui concerne les grès à plantes, p. 115). La conception d'une telle plaine est celle que l'on peut avoir ici à cette différence près qu'aucune forme marine n'est présente au Maroc. On peut penser que sur un tel territoire, même éloigné de la ligne du rivage de plusieurs dizaines de kilomètres, des montées exceptionnelles du niveau marin, même relativement faibles, pouvaient faire sentir leurs effets. C'était alors l'inondation des biotopes par des eaux saumâtres ou des perturbations diverses de ces biotopes, durant plusieurs jours, dans des limites intolérables pour beaucoup d'espèces animales. Cela pourrait

Source : MNHN, Paris

expliquer la présence de *Ceratodus* et de Phyllopodes en plusieurs points de la série. Toujours en ce qui concerne le Trias atlasique, on peut penser qu'après les « grès de Tadrart-Ouadou » une subsidence accusée a amené des conditions de dépôt avec incursion marines ou d'eau saumâtre, dans une enclave marine fermée par un seuil. Alors se serait mis en place le régime de sédimentation salifère.

Par conséquent le modèle provisoire qui peut être proposé est le suivant :

Les dépôts fossilifères se seraient accumulés sur une plaine marécageuse plate et basse par rapport au niveau de la mer, parcourue par des cours d'eau assez lents, proches de leur niveau de base. Cette plaine était au plus distante de quelques dizaines de kilomètres du rivage. L'arrière-pays, légèrement plus élevé, toujours exondé, s'étendait à l'Est-Sud-Est ou davantage vers le Sud. Les indices osseux recueillis en effet dans le domaine triasique oriental indiquent encore de façon conjecturale que les conditions de vie devaient y être sensiblement les mêmes que dans le couloir d'Argana. L'existence de cet arrière-pays peut se concevoir pour des raisons d'ordre écologique : réserve de faune et habitat préférentiel des Reptiles herbivores tels que les Dicynodontes et les grands Archosauriens.

Ce pays était régulièrement approvisionné en eau soit par des pluies fréquentes soit par des pluies saisonnières dont l'eau d'infiltration était tenue en réserve dans l'arrière-pays. La nécessité de ces ressources en eau abondantes et permanentes est sans doute attestée par la composition de la faune à tous les niveaux fossilifères et aussi la présence d'*Equisetum*.

III. — LES GISEMENTS

III.1. — Préliminaires.

Je classerai ainsi les principaux gisements découverts jusqu'à ce jour dans le couloir d'Argana :

1. — Gisements de type compact
   - A) Gisements à faune simple (ne renfermant qu'une seule espèce de fossile).
   - B) Gisements à association faunique.
   - C) Gisements complexes, c'est-à-dire à association faunique et plusieurs couches fossilifères superposées.
2. — Gisements de type diffus.

Les types diffus et compact s'opposent par la dispersion des restes que l'on y trouve pour l'un, la collection en un gîte bien localisé pour l'autre, au contraire.

J'appellerai gisement de type diffus un affleurement présentant de place en place des gîtes fossilifères ne contenant que quelques pièces fossiles, voire une seule. Sa signification est celle d'un fond de zone d'épandage de sédiments sur lequel se sont déposés des cadavres, sans localisation « préférentielle » des conditions d'enfouissement rapide ; une telle zone d'épandage devait être pratiquement sans relief.

A propos du type 1 C (gisements complexes), deux interprétations sont possibles. Ou bien cette superposition sur quelques mètres de puissance au plus n'a pas besoin d'explication parce que c'est un fait contingent. Ou bien on suppose que cette superposition reflète la persistance pendant un certain temps des mêmes conditions paléobiogéographiques avec phases d'interruption des mêmes conditions. En ce cas, le phénomène n'est pas sans présenter un certain intérêt.

Je passerai en revue ci-après les gisements recensés et leurs caractéristiques principales. Je ne tenterai pas de caractériser sédimentologiquement les gisements, ce qui sortirait de mes compétences. Mais une telle analyse détaillée me paraît cependant souhaitable si l'on veut cerner de plus près les conditions de dépôts des couches triasiques dans l'Atlas occidental.

Les gisements ont été portés sur les reproductions des cartes I. G. N. Imin'Tanoute et Argana (pour le gisement XVIII). La localisation de certains des principaux gisements a également été portée sur le panorama de la vallée Irohalène (pl. III 1).

Quelques planches de photographies de terrain précéderont les planches d'anatomie. Il ne pouvait être question, bien entendu, d'illustrer de la sorte chaque gisement ou chaque partie géolo-

Source : MNHN, Paris

giquement remarquable du couloir d'Argana. J'ai simplement tenu à présenter succinctement le cadre de la vallée Irohalène et au moins les deux gisements les plus remarquables connus jusqu'à ce jour dans le couloir d'Argana : le XI et le XIII.

III.2. — Sommet des « grès et argiles silteuses rouges ».

Gisement I. — En principe il est du type 1 C puisque l'on y constate deux niveaux fossilifères superposés. Ce gisement n'a en fait qu'un intérêt historique car il s'agissait d'un essai de localisation du niveau fossilifère découvert par Duffaud. Nous avions d'abord recoupé plusieurs bancs de grès par une coupe en escalier en cet endroit. Un banc de grès a donné en haut de cette coupe des fragments d'*Equisetum* et de Stéréospondyles. Trois mètres plus bas (en puissance), un autre banc de grès contenait aussi des fragments de Stéréospondyles. [Coordonnées : Les gisements I à IV se situent à peu près à la courbe du niveau de 1 150 m, et se succèdent dans l'ordre chronologique de découverte entre le point 159/460,5 et le point 158,7/460,8 (feuille Imi n'Tanoute, I. G. N.)].

Gisements II, IV, V, VI (pl. I. 4). — Ils sont tous du type 1 et ne renferment que des Stéréospondyles. C'est dans le fond de ravin situé en contre-bas de ces points fossilifères (cf. pl. I. 3) que F. Duffaud recueillit les premiers fragments osseux décrits par C. Arambourg. L'intérêt de ces gisements n'est plus qu'historique. Les fossiles y sont relativement rares et tous ces points fossilifères qui jalonnent le flanc de la falaise de grès rose (non seulement ici, mais jusqu'au Tizi n'Maâchou) sont en fait, plus exactement, les manifestations locales d'un gisement de type diffus qui aurait plusieurs kilomètres d'extension (cf. pl. I. 1 et I. 2). On retrouve au Sud du Tizi n'Maâchou, avec quelques brèves interruptions, ce gisement diffus situé au sommet des « grès et argiles silteuses rouges ». Ces appréciations vont à l'appui des conclusions émises précédemment, à partir d'autres critères, en ce qui concerne le paysage triasique marocain.

Gisement III (pl. I. 3 et I. 4). — Il ne diffère des précédents que parce qu'il renferme des fragments d'os dermiques de Stégocéphales stéréospondyles et des fragments osseux et dents d'un grand Phytosaure, dents rappelant celles de *Phytosaurus megalodon*. Les deux dents trouvées par F. Duffaud en 1958 provenaient probablement de ce gisement dans lequel on rencontre les mêmes à profusion. C. Arambourg (1960) devant ce matériel très fragmentaire et à vrai dire peu différencié avait tenté une détermination. L'une de ces dents avait été rapprochée de dents de certains Théropodes, l'autre du genre *Scalenodontoïdes* des Molteno Beds du Basutoland (Trias moyen), décrit par Crompton et Ellenberger (1957). J'avais moi-même dans un travail inédit (Thèse de 3e cycle) maintenu l'appartenance aux Thérapsides des dents du type de celle décrite par Arambourg. En fait, maintenant que nous possédons des restes bien plus complets, il semble que ces deux sortes de dents puissent être attribuées à un même Phytosaure, les dents hautes et étroites étant des dents terminales du rostre ou de la mandibule, les dents larges et aplaties provenant de l'arrière des mâchoires.

Gisements VII et VII bis. — Ils se situent en prolongement des six autres de l'autre côté du petit col qui permet la communication entre la vallée Irohalène et la vallée d'Ounsissen (pl. I. 4), creusée dans les couches tendres du sommet de la série rouge (Argiles d'Argana). Le gisement VII contenait un fragment de rostre du grand Phytosaure déjà rencontré et dont nous possédons désormais des restes plus complet provenant d'un autre gisement. Dans le gisement VII bis nous avons pu dégager des fragments assez importants d'un grand Métoposauridé rencontré sur un autre site et qui semble présenter des caractères particuliers (cf. p. 176).

Nous venons de voir avec le VII bis que ces gisements des grès roses peuvent parfois avoir une importance paléontologique. En fait leur exploitation est rendue le plus souvent très difficile, surtout au sud du Tizi n'Maâchou par le surplomb du gisement par des bancs gréseux puissants, la pente du terrain en général forte et un pendage qui augmente encore l'angle d'incidence de la couche avec la pente.

Gisement VIII. — Il a été découvert par Brahim ben Mohammed, du Douar de Talaint, au point de coordonnées 146/461,2 (feuille d'Imi n'Tanoute). Il se situe donc à environ 1 km au Nord des premiers gisements et fut le gisement le plus important découvert en 1962, en fin de cette première

Source : MNHN, Paris

mission. Son exploitation fut reprise en 1963 et le gisement nous livra trois crânes de Phytosaures ainsi que d'autres pièces non crâniennes. Le gisement, d'un niveau probablement très voisin des sept premiers découverts, est dans un grès très dur. Hormis son intérêt paléontologique certain, puisque nous y disposons d'une faune phytosaurienne comparable à celle du Keuper allemand ou de l'Amérique du Nord (couches de Chinle), ce gisement a permis en outre une observation non dénuée de valeur : les pièces osseuses, rostres, crânes, mandibules, généralement de type plus ou moins gavialiforme, sont orientées sensiblement E-W, ce qui corrobore les observations de ripplemarks faites par Tixeron et dont il a tiré des conclusions concernant les directions possibles d'apport de matériaux. Écologiquement, cette orientation signifie probablement un habitat plutôt fluviatile que marécageux.

Ce recensement sera poursuivi d'abord par les gisements du même niveau stratigraphique que les précédents, c'est-à-dire le sommet des « grès et argiles silteuses rouges », et en allant vers le Sud de la série.

Gisement XIV. — Il se situe au Sud-Est du douar Alma, soit à l'autre extrémité de la vallée Irohalène par rapport aux gisements déjà cités. Ses coordonnées approximatives sont 160/457 (feuille I. G. N. 1mi n°Tanoute). Les quelques fossiles qui s'y rencontrent sont à la partie inférieure d'un banc de grès épais et très dur. Il y a sous ce grès un banc plus schisteux. Cette situation oblige à pratiquer la fouille dans un sens peu orthodoxe : du bas vers le haut. Un tel type de gisement est difficilement exploitable même avec des techniques sophistiquées. J'ai rencontré beaucoup plus au Sud, à Ouchen, toujours dans la même assise ou du moins dans une couche presque contemporaine, des fossiles de dimension considérable. Ils étaient enchâssés dans un grès semblable à celui du gisement XIV, étaient surplombés par 10 mètres au moins de grès roses et le lit fossilifère reposait sur un épais niveau d'argiles silteuses friables dont la surface d'affleurement était glissante, le tout à mis-falaise. Étant donné les conditions d'exploitation et de transport particulièrement difficiles que suppose l'extraction d'une telle pièce et en l'absence d'opinion quant à l'intérêt scientifique du fossile, il est préférable de consacrer son temps à un gisement plus accessible et d'exploitation plus aisée.

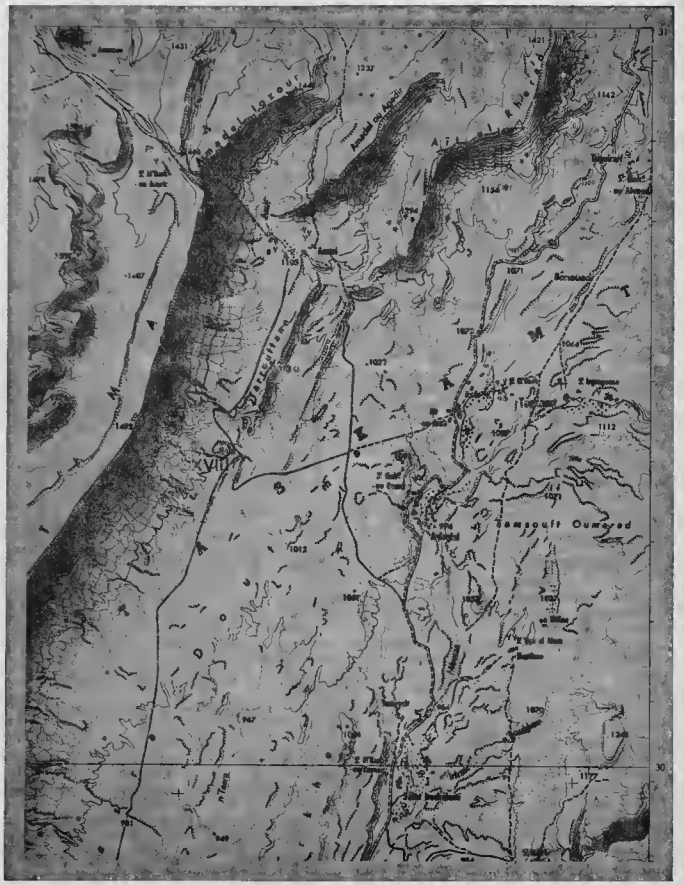
Le gisement XIV n'a livré qu'une hémimandibule d'un grand Métoposauridé (*Metoposaurus azerouali*) déjà rencontré au VII bis et au XV. En réalité, — nous l'avions pressenti dans une certaine mesure avec la fouille du gisement I — ce niveau fossilifère supérieur des « grès et argiles silteuses rouges » s'étend verticalement sans doute sur 10 à 20 mètres de puissance, ce qui expliquerait, en tenant compte également des variations latérales de faciès, que l'on y trouve les fossiles tantôt sous un banc de grès massif, tantôt au sein d'une roche beaucoup plus meuble ou encore dans la masse même d'un grès fin (VIII). Le gisement XIV a été découvert par Thami Ben Lahcen, du douar de Talaïnt.

Gisement XV. — C'est le gisement d'Imziln-Aït Allah, type même du gisement diffus. Il a été découvert dès 1962 par Larbi Azeroual, du douar de Talaïnt (pl. IV 1). Ses coordonnées sont 135/455,5 pour son point moyen. Le gisement fait plusieurs centaines de mètres mais les pièces y sont dispersées et rares, révélées seulement par une recherche périodique des os dénudés par l'érosion (pl. III 2). On retrouve ces caractéristiques, à ma connaissance, dans certains gisements à nodules, inexistants dans le Trias marocain. Le gisement XV est également complexe puisque l'on dénombre deux couches fossilifères séparées par un chenal fossilisé de grès grossier s'affinant en biseau au Sud du gisement. C'est dans le niveau inférieur qu'ont été découvert les restes les plus représentatifs de *Metoposaurus azerouali* dont on trouvera la description dans ce volume (cf. p. 165).

Le niveau fossilifère supérieur de la falaise a permis d'extraire les deux branches mandibulaires du plus gros Phytosaure de la série d'Argana. Des restes fragmentaires de Stéréospondyles y ont été découverts également.

Gisement XVIII (cf. carte 5). — C'est probablement le même Phytosaure que celui dont je viens de parler qui existe dans un gisement situé dans la région d'Aglagal-Amzri au point de coordonnées 150,8/444,2. Il a été découvert en 1963 par Bihi Bou Izergane, du douar de Talaïnt (vallée Irohalène). Il se trouverait, selon les levés de M. Tixeron, au sommet des « grès et argiles silteuses rouges ». En plusieurs petites fouilles nous avons pu y recueillir des restes post-crâniens (à l'exception d'un fragment de la partie postérieure du crâne) : os de membres, nombreuses écailles, vertèbres, dents. Il est possible qu'une fouille de plus grande extension puisse nous donner des pièces complémentaires, bien que l'on ait ici l'impression qu'il s'agit d'un individu isolé dont l'érosion aurait déjà emporté la majeure partie du squelette.

Source : MNHN, Paris



Carte nº 5. — Fond topographique concernant la situation du gisement XVIII. Fragment de la Carte I. G. N. « Argana » au 1/50 000e. Le gisement est marqué d'un point entouré d'un cercle.

Source : MNHN, Paris

Gisement XIX. — Découvert en 1966 par Mohammed Laaroussi, technicien au Service de la Carte Géologique du Maroc (pl. IV 1), il se situe au-dessus du douar Alma au point de coordonnées : 160,7/456,5. Le gisement est situé à la naissance d'un ravineau de la falaise, entaille colmatée partiellement par un épais remplissage d'éboulis de pentes à gros blocs (pl. II 5, II 6). Le niveau fossilifère lui-même a fourni une bonne partie de ces blocs et c'est la découverte en contre-bas de dalles couvertes de débris osseux qui a permis de retrouver leur provenance. Nous avons essayé de retrouver la roche saine en nettoyant le colmatage du ravineau. Il semblerait que nous ayons atteint le banc fossilifère en place puisque nous avons extrait de ce banc des blocs à Stégocéphales, mais il s'agit encore de roche attaquée par l'érosion. Une exploitation future rationnellement organisée est difficilement prévisible puisqu'elle nécessiterait d'énormes travaux, étant donnée la configuration du terrain. Les Métoposauridés découverts ici sont de l'ordre de grandeur de 20 cm pour le crâne et n'y sont connus qu'à l'état de pièces isolées sans connexion : crâne, boucliers thoraciques, quelques vertèbres et autres os en très petits nombres. Nous verrons plus loin la signification qu'il est possible d'attribuer à ces caractères du gisement.

Gisement XX. — Ce gisement de type complexe a été découvert en octobre 1968 par Larbi Azeroual, à Aït Allah, au point de coordonnées : 158,1/453,9) (altitude de 1 200 m environ). On y compte trois niveaux a, b, c, étagés sur une vingtaine de mètres de puissance, sans décalage horizontal et sans qu'il puisse s'agir de trois écailles superposées d'une même strate par jeu de failles. La précision est nécessaire car on trouve, dans les trois unités du gisement, des Phytosaures, probablement de la même espèce. On y observe la persistance sur 20 m de puissance des mêmes conditions paléoécologiques en un même lieu. Il serait bien sûr intéressant de savoir à quel laps de temps correspondent ces 20 m de sédiments. Le gisement c de ce complexe est le plus digne d'intérêt puisqu'il nous a permis d'extraire un rachis de Phytosaure recouvert de l'armature dermique d'écailles et quelques os annexes. Les niveaux a et b contenaient des fragments de crânes.

Gisement XXI. — Il a été également découvert par Larbi Azeroual à deux reprises peut-on dire. En avril 1962, ce remarquable ouvrier et prospecteur m'avait indiqué au retour d'une tournée, au Sud du Tizi n'Maâchou à 150 m de la piste d'Argana, à Aït Allah, dans un creux de ravineau naissant, très étroit, un affleurement large de 2 m au plus, où j'avais pu noter la présence d'os de très petits Stéréospondyles et peut-être de petits reptiles. La fertilité du gisement ne pouvait pas s'apprécier à l'époque, les quelques restes affleurant étant déjà cassés, isolés et semblant provenir d'une poche sans grand intérêt. Sans doute pouvons-nous concevoir, à l'image du gisement XIII mieux connu, que le bord du gisement arrivait alors à l'affleurement. En octobre 1968, alors que nous travaillions au gisement XX, Larbi Azeroual tentait de localiser de nouveau à ma demande ce petit affleurement sur une pente que le travail de l'érosion avait déjà rendue méconnaissable. Il finit par le retrouver péniblement, car les éboulis sous-jacents ne montraient que peu de fragments. Il affleurait désormais sur 52 m. On mesure là quelle peut être la rapidité du démantèlement en pente forte et terrain dénudé et l'on constate que certains gisements ne peuvent pas attendre que le paléontologue ait le temps ou les moyens de les exploiter. C'est cette constatation qui nous a amené en octobre 1968, en dépit d'un programme chargé, à prélever 6 m d'affleurement fossilifères sur 1 m de profondeur par technique de plâtrage brut (sans préparation superficielle des os). L'orientation des plâtres a été notée de façon à pouvoir reconstituer le gisement au laboratoire. D'après les observations faites sur le terrain ce gisement renfermerait deux types principaux de Stégocéphales, et peut-être de petits Reptiles, dans des poches immédiatement sous le niveau à Batraciens. Ni l'étude, ni l'examen détaillé de ce gisement n'ayant pu être encore menés à bien, on ne peut rien conclure ici au sujet du phénomène de fossilisation en masse de ces Batraciens. Une remarque plus immédiate est la décoloration allant au vert et même au blanc des cinq ou dix centimètres constituant le niveau à Batraciens. Cette réduction des oxydes métalliques que nous retrouverons ailleurs témoigne, semble-t-il, de l'antériorité de la couleur rouge des sédiments par rapport au dépôt de matière organique. Il serait souhaitable de reprendre dans des conditions plus systématiques la fouille de ce gisement et d'en étudier ainsi en détail les conditions de formation.

Source : MNHN, Paris

III.3. — Base des « grès et argiles silteuses rouges ».

Gisement IX. — Bien que nous ayons prospecté attentivement et à plusieurs reprises en 1963 la pente régulière sur laquelle avaient été découverts épars de nombreux restes de Stégocéphales, l'essai de localisation précise du gisement IX a toujours été un échec. Je ne pense pas qu'il s'agisse d'un gisement de type 1 C (diffus), mais plusieurs facteurs interviennent probablement ici et nous gênent dans notre essai de localisation : la pente est sensiblement parallèle au pendage et la couche fossilifère doit constituer cette pente. Quelques dépôts de pentes masquent ici cette couche proprement dite. Par endroit, selon l'action de l'érosion, le gisement est mis à nu et les pièces osseuses déblayées jalonnent plus bas la pente. Il faudrait pour le localiser et l'exploiter rationnellement nettoyer près d'un hectare de pente et sonder en des dizaine de points. Ses coordonnées sont approximativement 160/460 (feuille d'Imi n'Tanoute).

Gisement X et X bis. — L'intérêt de ces gisements distants l'un de l'autre de 150 m environ et situés dans une même couche d'arénolutites décolorées, rose-blanchâtres, est multiple : paléontologique, écologique, paléogéographique. Chacun des gisements est très localisé : 1 à 2 m. Nous y avons dégagé en 1963 et 1968 des *Ceratodus* (dents, os crâniens et autres pièces) et des Phyllopodes. Les Phyllopodes sont donc trouvés ici à un niveau très inférieur par rapport à celui dans lequel avaient été trouvés *Estheria destombesi* Defretin et *Estheria minuta* Alberti. Rappelons que le Stéphano-Autunien des Ida-ou-Zal a livré également des *Estheria* ou des *Leaia*. Les coordonnées de ces deux gisements sont 158,8/460,5 (pl. IV 3).

Gisement XI. — Ce gisement de type complexe (trois niveaux fertiles à faunes différentes) peut être considéré encore comme celui qui présente les associations fauniques les plus larges. Il a été découvert en 1963 par Mohammed Habbaz, du douar Alma (pl. IV 2). Ses coordonnées sont 161,8/456,9. Le lieu-dit est « alili n'yifis » (le laurier-rose de la hyène). Le gisement a probablement une extension d'une centaine de mètres. Nous en avons fouillé la partie qui présentait le plus d'os en affleurement : une vingtaine de mètres, étendus en 1966 à 30 m de fouilles (pl. II 1, II 2, III 3).

Les faunes découvertes sont :

a) niveau inférieur 1 : un très gros Dicynodonte (os de membres seulement),

b) couche 2 (trois mètres au-dessus en puissance) : deux genres de Dicynodontes dont nous avons à peu près tout le squelette, (ces deux genres rappellent à priori *Kannemeyeria* et *Stahleckeria*), un gros Reptile carnivore (Théropode ou Pseudosuchien), un Stégocéphale (*Metoposaurus ouazzoui*, que nous retrouverons par dizaines d'individus dans le gisement XIII).

c) La couche 3 contient des « poissons » sur lesquels il ne nous est pas encore possible de parler en connaissance de cause, un *Ceratodus* (il semblerait que ce soit le même qu'au gisement X), enfin, deux Stégocéphales : *Almasaurus habbazi* (cf. p. 133) et un Métoposauridé (cf. p. 96).

La gangue est un grès foncé, rouge-brique à brun-grenat, très dur à travailler mais présentant une curieuse fragilité à l'érosion : il se fragmente spontanément en boules elles-mêmes littéralement préfragmentées en minustules parcelles. Un semblable bloc apparemment intact se pulvérise si on le touche. Cette observation est surtout valable pour les couches sus-jacentes à la couche 2. On s'explique alors pourquoi le niveau à « poissons » est resté longtemps sans avoir été remarqué. D'après mes observations il est aussi possible que ce niveau ne soit parvenu à l'affleurement qu'en 1965 après un certain recul des mort-terrains sus-jacents à la couche 2. J'avais alors remarqué une petite poche à écailles au-dessus du niveau 2. En février 1966 une petite mission de quinze jours fut consacrée, devant les énormes difficultés rencontrées, à un travail de décapage à la dynamite du niveau 2 (le seul connu alors). C'est dans les derniers jours de cette préparation que fut découvert le premier « Poisson ». Le forage, puis la charge de dynamite par trou de mine, avaient été dosés, tout au long de l'aplomb des mort-terrains, de façon à ce que la roche soit fragmentée ou préfragmentée jusqu'à environ 0,50 m du lit fossilifère. Or le niveau à « poissons » se trouvait entre 0,60 m et 1 m au-dessus du lit à Dicynodontes. Le dynamitage a permis la découverte de la couche 3 mais aussi son exploitation. Les individus complets, « poissons » ou Batraciens sont en effet très dispersés et l'essentiel du gisement consiste en une vingtaine de centimètres d'épaisseur de gangue chargée en débris osseux de toute sorte. Le minage,

Source : MNHN, Paris

convenablement dosé, a permis de recueillir un certain nombre d'individus complets. Après chaque explosion plusieurs mètres cubes devenaient accessibles aux recherches, car la roche, comme il a été dit, était à peine cassée en gros blocs au niveau 3. Le tri était fait alors et les fragments osseux recueillis, le plus souvent jointifs, ont été réassemblés à l'atelier. Le tri en profondeur a duré plusieurs mois à Rabat : plusieurs tonnes de sédiments fossilifères recueillis ont été fragmentées à la tenaille ou au hurin de façon à ce qu'aucun fragment osseux digne d'intérêt ne soit perdu. Un résultat aussi massif dans un gisement aussi peu dense n'aurait pas pu être atteint si nous avions tenté de préparer le niveau b avec les moyens habituels (pioches, pointerolles et burins). Les spécimens d'*Almasaurus* étudiés plus loin ont été recueillis de cette façon. Il est donc fort probable que nous généraliserons chaque fois que cela s'avèrera nécessaire et possible cette méthode de préparation de fouilles.

Si j'exploite de nouveau le gisement XI au cours d'une mission ultérieure, ce sera probablement selon le plan suivant, compte tenu du fait qu'il serait néanmoins souhaitable d'observer sur une assez large superficie le mode de gisement du niveau c :

— Préparer manuellement la fouille du niveau 2 (Dicynodontes) à gauche, (en regardant le front de taille), de la travée déjà fouillée. Les morts-terrains sont ici plus minces, au moins en début de fouille.

— Pendant ce temps préparer à l'explosif la fouille du niveau 3 (« poissons ») dans la travée déjà exploitée. On dosera l'explosif de façon à ce que le niveau à Poissons demeure en place. Le travail se poursuivra manuellement de façon à dénuder le niveau fossilifère et tenter son étude en plan.

Gisement XII. — Coordonnées : 160,7/458,6. Seules des fouilles épisodiques ont été menées sur ce gisement et sa nature nous est mal connue. Il semblerait que deux niveaux fossilifères y existent. Dans l'un ont été dégagés une moitié latérale de crâne de Dicynodonte, plusieurs corps vertébraux faisant suite au crâne et peut-être un os de membre. L'étude de ces pièces sera difficile car la pénétration de l'os par des trabécules de gangue est très poussée, et peu de détails anatomiques de ce très gros Dicynodonte pourront être observés.

Vingt mètres plus au sud, une couche de grès grossier renferme des os de Stéréospondyles, des dents de Reptiles. L'intérêt du gisement XII paraît minime.

Gisement XIII. — Il a été découvert par Mohammed Habbaz au point de coordonnées : 161/458. Le nom du lieu-dit est « Tarrut ou Mahmoud » (l'épaule de Mahmoud) (pl. II 3, II 4, IV 4 et IV 5). C'est le gisement du Trias marocain dont la faune est jusqu'à ce jour la plus spectaculaire tant par l'abondance des individus d'une même espèce que par l'excellente conservation du matériel. Il se présente comme une lentille de roche silteuse rouge se débitant en plaquettes. Mais au niveau du lit fossilifère la roche est beaucoup plus dure que dans la partie supérieure du banc. Plus généralement, au fut et à mesure que l'on s'enfonce dans cette cuvette, vers ce qui devrait être le centre du gisement, le sédiment de la lentille devient plus compact et dur. Les derniers individus recueillis en 1966 étaient fossilisés dans une gangue décolorée, verdâtre, essentiellement gréseuse. Il semblerait que l'abondance de matière organique en dissolution ait fait passer les oxydes métalliques d'un degré d'oxydation au degré inférieur et de nombreux anneaux de Liesgang, taches, plaques, veinules de couleur verte sillonnent et parsèment la gangue. On peut remarquer également que les mort-terrains sus-jacents sont traversés, verticalement cette fois, de zones de décoloration, dans des plans de glissements diaclasiques en particulier (cf. pl. II 4, IV 5). Cela pourrait témoigner du passage de perfusions réductrices, signe probable de présence de matières organiques en solution dans les strates sus-jacentes, maintenant arasées à cet endroit. En effet nous sommes presque au sommet d'une petite butte. A moins encore que ces perfusions réductrices soient très récentes, venues de beaucoup plus haut que le lit fossilifère et n'aient fait qu'emprunter des trajets matérialisés par la microtectonique des bancs considérés.

Gisement XVII. — Il est situé à 30 mètres du XIII et n'est séparé de lui que par la tête d'un ravineau. Son niveau se situe à 10 ou 20 mètres en puissance de celui du XIII. Nous avons pu y recueillir des os longs et dents d'un Reptile qui pourrait être soit un Théropode soit un Pseudosuchien de grande dimension. Un peu plus loin la même roche détritique à galets et coprolithes a livré de place en place des fragments osseux divers et roulés.

Gisement XVI. — Il a été découvert en 1965 par M. Laaroussi Mohammed, technicien au Service de la Carte Géologique du Maroc. Ce gisement est géographiquement intermédiaire entre le XI

Source : MNHN, Paris

et le XIII (pl. II 2). Ses coordonnées sont 161,4/457,3. Il renferme, fossilisé dans un grès grossier très dur de nombreux os sans connexion. Les fouilles ont permis d'extraire du gisement des centaines de vertèbres de Reptiles, un crâne presque complet d'un petit Phytosaure, espèce nouvelle appartenant probablement au genre *Paleorhinus* (Dutuit J.-M., note en cours de parution). En dehors de nombreux fragments de mâchoires avec dents, le crâne cité est le seul reste crânien significatif découvert ici, ce qui témoigne de conditions très détritiques et d'un transport des pièces osseuses avant fossilisation. Aucun Batracien ne figure dans cette faune, au moins jusqu'à ce jour, si l'on excepte toutefois ce qui doit être un centrum de Metoposauridé. Ce gisement se présente a priori comme un colmatage de fond de rivière par un gravillon ou un sable à gros éléments. Le faciès peut être suivi avec des interruptions et des passages latéraux à d'autres matériaux, balisé de place en place par des débris osseux. Cette sédimentation irrégulière, aussi bien verticalement qu'horizontalement, conduit à imaginer l'arrivée assez rapide de dépôts détritiques sur une vaste surface d'épandage, des cavités ayant servi de pièges pour les débris animaux.

Sur les vingt-et-un gisements que nous venons de présenter brièvement, dix-sept sont situés dans la vallée Irohalène. Je n'ai pas cité tous les points fossilifères recensés mais uniquement ceux qui ont fait l'objet d'un travail de recherche un peu prolongé, ceux dont la faune et les conditions de gisements permettent de se faire une conception plus précise du milieu triasique. Il faut encore citer le point de coordonnées 162/457, non loin du village d'Azendoh, sur lequel nous avons recueilli par plâtrage les restes d'un crâne. Les soins apportés à cette pièce pratiquement irrécupérable, hormi deux mâchoires, s'expliquent par le fait qu'il s'agit d'un niveau inférieur aux « grès et argiles silteuses rouges » et dans lequel nous ne connaissons pas de gisement malgré de nombreux trajets de prospection. En réalité nous y avons recueilli des débris osseux mais indéterminables, sauf en un point où il pourrait s'agir d'esquilles d'os dermiques de grands Stégocéphales dont le type d'ornementation serait celui des Stéréospondyles.

Les découvertes réalisées en juin 1969 et septembre-octobre 1974 dans les « grès de Tourbïain (t2 de Tixeron) sont d'une plus grande importance pour l'avenir des recherches puisque nous parvenons dans la série inférieure, celle qui pose le plus de problèmes géologiques. Les restes osseux recueillis dans les grès de Tourbïain ont été découverts près de la localité d'Irerhi autour du point de coordonnées approximatives : 148/431,7 *.

IV. — TECHNIQUES ET MÉTHODES

J'exposerai ci-après, très brièvement, les techniques de prospection, de fouilles et de préparation du matériel fossile que j'ai employées. Pour plus de détail il est possible de se référer à l'article que j'ai publié sur ce thème en 1970.

IV.1. — Prospection.

Le couloir d'Argana n'est pas une région où les fossiles sont aisés à découvrir, car les gisements fossilifères y sont finalement assez rares et d'extension généralement restreinte. C'est ce que nous avons pu constater en 1962, mission au cours de laquelle ne fut circonscrit qu'un seul gisement présentant un intérêt réel. Cependant la vallée Irohalène présente une exceptionnelle densité de gisements (pl. III 1).

C'est pourquoi il fallut très tôt organiser systématiquement la prospection : d'une part en examinant d'abord le niveau qui avait fourni les premiers restes osseux, d'autre part en traçant des coupes à travers la série et en étudiant les niveaux qui s'avéraient localement fossilifères. Un quadrillage du

* Une mission effectuée en été 1975 a permis de confirmer ces découvertes et d'étendre les recherches dans le t_3. Elle a en outre permis la découverte d'un gisement dans le t_4.

Source : MNHN, Paris

terrain a été ainsi effectué. Étant donné l'ampleur de cette tâche, même réduite à la vallée Irohalène (7 km sur 3 km), devant la nécessité de mener parallèlement des fouilles dans les gisements déjà découverts, certaines équipes de prospection se trouvèrent fréquemment dépourvues de tout encadrement compétent. Les prospecteurs, en ce cas, avaient comme seul travail de repérer les concentrations d'esquilles (esquilles dont le volume pouvait n'être que de l'ordre de grandeur du millimètre cube). Ils avaient comme consigne de ne jamais extraire un fragment osseux trouvé en place dans une couche. J'analysais le résultat de cette recherche le soir et lorsque le contenu d'un des sacs d'esquilles ou de fragments osseux était remarquable, je me rendais sur les lieux pour vérifier la présence d'indices oseux en surface ou celle d'os en place. Le trajet de prospection de chaque équipe était déterminé :

a) soit par niveau stratigraphique, lorsque les ouvriers avaient compris comment pouvoir suivre, par exemple, sur trois kilomètres, un niveau déterminé de la série par un trajet en dents de scie, de façon à recouper le plus souvent possible les bancs sédimentaires impliqués ;

b) soit par parties de coupe de la série (« coupe restreinte »), ce qui est une prospection moins analytique, davantage livrée au hasard, puisque chaque terme de la série n'est que traversé.

En 1965 et 1966, nos techniques de fouilles étant au point et le personnel formé à ce travail, nous avons pu simultanément exploiter trois gisements et poursuivre la prospection au Sud du Tizi n'Maâchou.

IV.2. — Fouille.

Par manque de données d'observations, nous ne faisons très souvent que des suppositions quant à la biologie des formes récoltées. C'est une constatation surtout valable pour les Vertébrés inférieurs. La « lecture » du champ de fouille prend alors une réelle importance : disposition des fossiles, leur orientation, leur degré de fractionnement, etc... Le gisement constitue un tout dont la signification peut ne pas être négligeable. C'est dans cet esprit que j'ai très tôt évité la fouille pièce par pièce au profit d'une méthode plus globale mais procédant par étapes : déblaiement des mort-terrains sus-jacents au gisement sur une certaine surface, dégagement sommaire des pièces sur toute cette surface et observation du champ de fouille, protection puis plâtrage des fossiles par ensembles aussi grands que nécessaire Une telle façon de procéder permet de différer jusqu'au laboratoire le maximum d'observation sans dénaturer des connexions dont la signification peut ne pas apparaître immédiatement. Soit par exemple le cas du gisement XIII (Métoposauridés géants de la base des « grès et argiles silteuses rouges ») (cf. pl. II 3 et II 4). La fouille délimitée mesurait 10 m de long. Elle était menée par tranches successives de 2 m de profondeur. Ces 20 m² constituaient le champ de fouille (cf. pl. II 4). Ce dernier étant préparé, les fossiles étaient ensuite sommairement dégagés en surface de façon que l'on puisse au moins juger de leurs contours et de leurs enchevêtrements. La densité des os étant très grande dans ce gisement, nous avons été amenés à plâtrer des blocs pouvant atteindre 2 tonnes, ce qui n'a pu être réalisé qu'en armant les plâtres avec des tringles métalliques et des treillis de fil de fer en sus de la trame de jute. Enfin, un bloc de deux tonnes ne pouvant pas être retourné sans risque d'effondrement de la partie centrale, le plâtrage dut être pratiqué « en champignon », par anneaux concentriques, la périphérie du plâtre étant appuyée sur des cales au fur et à mesure que la base était sapée et la périphérie plâtrée.

IV.3. — Préparation du matériel fossile recueilli.

Le dégagement sur le terrain étant très fruste l'essentiel du travail de préparation a été fait à l'atelier. Nous avons été confrontés avec trois exigences : préparer un matériel souvent très plat et fragile (les Stégocéphales), assurer la manipulation de ces fossiles sur deux faces au moins et leur transport lointain, puis garantir leur conservation dans un musée. La seule solution était le coffrage complet mais en deux parties permettant ainsi le retournement aisé, exception faite du poids. La technique employée fut celle du moulage en dépouille, ou éventuellement en contre-dépouille. L'agent de démoulage utilisé a été le papier de soie, et pour les pièces les plus petites et les plus fragiles, l'huile, de façon à ce que le soutien soit plus complet. Pour réaliser une préparation semblable on pratique ainsi (cf. fig. 0).

Source : MNHN, Paris

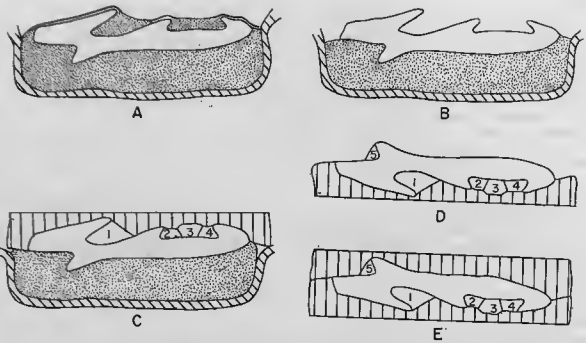


FIG. 0. — Étapes de la préparation d'un os fictif (en coupe).

A) État du bloc fossilifère après enlèvement du plâtre sur le dessus ; B) Le dégagement et la consolidation de la face supérieure du fossile sont achevés ; C) Le fossile est revêtu de son système supérieur de protection et de maintien (plâtre) ; D) Retournement puis dégagement de la face inférieure ; E) Fin de la préparation avec la confection du système inférieur de protection et de maintien (pièces de plâtre et chape).

Légende : 1, 2, 3, 4, 5 : pièces de plâtre ; en blanc : l'os ; en pointillé : la gangue ; en hachuré oblique : le plâtre de terrain ; en hachuré vertical : le plâtre de laboratoire.

Lorsque l'une des faces du fossile est complètement débarrassée de sa gangue et consolidée, chacun de ses creux est habillé par une pièce de plâtre qui viendra l'étayer en cas de retournement de l'ensemble. On moule sur cette surface une chape de plâtre armé, amovible au même titre que les pièces de soutien. Il convient de procéder de la même façon pour l'autre face de l'ensemble fossile.

Les deux chapes se recouvrant bord à bord, elles coffrent le fossile qui est ainsi parfaitement protégé, quelle que soit sa fragilité.

Les outils employés pour les dégagements à l'atelier sont le pointeau de 2,5 mm, la pointe à tracer ou l'aiguille emmanchée, la scie au carborundum montée sur tour de dentiste, le marteau-vibrateur monté sur le même moteur et à embout très robuste.

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE

PALÉONTOLOGIE

DESCRIPTION DE *METOPOSAURUS OUAZZOUI*

I. — PRÉLIMINAIRES

I.1. — Provenance du matériel étudié. Spécimens utilisés.

La description qui suit s'appuie sur des spécimens recueillis en 1965 et 1966 dans le gisement XIII (cf. p. 00 et pl. II 3, IV 4 et IV 5).

Le matériel fossile provenant de ce gisement représente environ soixante-dix crânes dont certains sont toutefois incomplets ou mal conservés. Par contre, parmi ces individus une quinzaine possèdent un rachis et un squelette appendiculaire plus ou moins bien conservé, parfois presque complet (cf. pl. XXX, XXXI, XXXII, XXXIII, XXXIV). La collection comprend aussi une grande quantité d'os de membres ou de ceintures isolés, os qui ont servi de base pour la description et une première approche, qualitative, des variations individuelles. A l'état isolé les arcs neuraux et les pleurocentres des vertèbres ne sont généralement pas conservés sinon très érodés. On ne trouve alors dans la gangue que des centres vertébraux.

Il aurait été d'un grand intérêt de se pencher pour cette description sur la totalité du matériel extrait, au moins à titre comparatif. « Mettre en chiffres » cette collection, c'était affiner la description anatomique sinon permettre des conclusions biométriques qui auraient été de toute façon peu fiables parce que basées sur un nombre de spécimens encore insuffisamment préparés parfois, et trop peu nombreux. Mais de toute façon la connaissance des variations individuelles y aurait gagné et en outre certaines allométries auraient pu être mises en évidence. Un tel travail n'a pas pu être mené à bien pour des raisons techniques.

La manutention, le retournement d'ensembles de fossiles pesant plusieurs centaines de kilogrammes posaient déjà des problèmes tout à fait considérables, exigeant du temps, un personnel qualifié et abondant, de la place. Le principe d'économie maximum a prédominé sur les autres exigences tout au long de cette étude. Seules les pièces fossiles les plus maniables et les plus accessibles ont servi intensément. C'est ainsi que je n'ai pu disposer que d'un nombre restreint de faces palatines et d'arrière-crâne de l'espèce *Metoposaurus ouazzoui* alors qu'en principe nous disposions de plusieurs dizaines de crânes.

Pour des raisons similaires certaines des préparations les plus fines ont dû être délaissées. J'entends par préparations fines celles des rangées dentaires ou des arrière-crânes par exemple, ou encore les dégagements à l'acide qui auraient pu être éventuellement menés à bien. En ce qui concerne *Metoposaurus ouazzoui*, les forces disponibles ont été concentrées sur une préparation d'arrière-crâne, deux ou trois dissections ostéologiques de la même partie du crâne ainsi qu'une série de coupes sériées. C'est

Source : MNHN, Paris

déjà un énorme avantage certes par rapport à d'autres collections connues du même niveau mais on ne peut s'empêcher de regretter qu'un seul endocrâne ait pu être étudié alors qu'il s'en trouve probablement d'autres dans cette collection. Le sphènethmoïde étudié est du reste incomplet. En href les possibilités offertes par cette remarquable collection n'ont pas pu être exploitées pleinement.

Je donne ci-après la liste des principaux spécimens observés. Dans la désignation provisoire que j'emploie le premier numéro, en chiffre romain, désigne le gisement (cf. p. 31), le deuxième numéro est celui du plâtre sur le chantier lors de la mission effectuée l'année qu'indique le troisième numéro. Les deux derniers numéros sont écrits en chiffres arabes. Enfin, lorsqu'existe un quatrième numéro il s'agit de celui du crâne en question dans un plâtre qui en renferme plusieurs ou qui a été scindé en plusieurs unités. On trouvera dans la partie « planches » un certain nombre de photographies de grands plâtres. Ces ensembles de fossiles ne sont intervenus dans la description qu'accessoirement. En général ils ne seront donc pas cités ci-dessous.

XIII/36/65 (cf. pl. VI). Il s'agit d'un toit crânien de grande dimension et bien conservé. Le palais, très fissuré, a du être enlevé dans sa plus grande partie pour permettre une meilleure consolidation du toit crânien. Palais et arrière-crâne étaient en très mauvais état.

XIII/x/65. Ce crâne bien conservé a été démonté complètement, ce qui a permis une belle préparation d'endocrâne (pl. XI, XII, XIII, XIV A, XV).

XIII/y/65. Il s'agit également d'un crâne isolé mais très déformé dans sa partie postérieure. L'arrière-crâne a été préparé de façon à permettre l'observation du complexe ascendant et des épiptérygoïdes. Les capsules otiques, écrasées et télescopées n'ont pas pu être observées (pl. X et XIV B, fig. 20 et 24).

XIII/14/66 (2). Crâne isolé d'assez grande dimension (pl. VIII).

XIII/14/66 (4). Crâne isolé possédant ses mâchoires inférieures dissociées en deux hémi-mandibules (pl. IX A).

XIII/14/66 (5). L'ensemble du crâne et l'occiput en particulier ont été utilisés (pl. IX B).

XIII/z/66. Ce crâne de grande dimension a été disséqué dans le but d'éclaircir l'anatomie du complexe ascendant ptérygoïdo-squamosal (cf. pl. XVI E). C'est cette dissection qui a conduit à procéder à la même étude par coupes sériées sur un autre crâne (XIII/17/66).

XIII/17/66. C'est sur ce crâne qu'a été effectué le prélèvement de l'angle postéro-latéral gauche du crâne pour inclusion dans le plâtre et coupes sériées (pl. LI à LIX).

XIII/13/66. Ce plâtre comprend deux individus d'assez petites dimensions mais presque complets. Ils ont été utilisés principalement pour des vérifications de points de détails, l'étude des membres et du rachis.

XIII/5/66. Cet individu complet a surtout servi dans l'étude du rachis et des ceintures.

XIII/4/66. L'utilisation de ce spécimen presque complet (pl. XXI) fut la même que celle du précédent.

XIII/12/65. Cet ensemble spectaculaire (pl. XXXII) n'a pu être observé que sur une face, après sa présentation, bien que le retournement soit possible après recouvrement par le coffrage supérieur. Mais l'ensemble pèse environ une tonne ! Il m'a surtout servi pour l'étude des membres et des côtes. L'intérêt de nombreux os de cet ensemble aurait justifié une préparation plus approfondie.

1.1. — Méthodes de description.

Metoposaurus ouazzoui fait partie du groupe très homogène des Métoposauridés. Des descriptions précises du toit crânien et du palais des espèces déjà recensées existent depuis longtemps (cf. par exemple Fraas, F., 1889, 1896, 1913 ; Case, E. C., 1922 ; Chowdhury, T. R., 1965). J'ai donc attribué de l'importance surtout aux parties du squelette mal connues jusqu'à ce jour, tels l'arrière-crâne et l'endocrâne ou encore le squelette post-crânien. Je ne traiterai par contre que hâtivement du toit crânien ou du palais.

Décrivant avec détail le squelette post-crânien bien qu'existe indubitablement une tendance à estimer ce genre d'étude comme d'importance mineure, je pars ce faisant du principe que toutes les

Source : MNHN, Paris

parties du squelette peuvent refléter par rapport aux os homologues d'autres espèces du même groupe soit une évolution significative soit une adaptation fonctionnelle et que dans les deux cas l'étude demeure souhaitable, à condition toutefois qu'elle ne reste point superficielle. De toute façon c'est notre connaissance de l'anatomie de l'ensemble du groupe qui s'enrichit alors.

L'iconographie, tant pour les Métoposauridés ici décrits que pour *Almasaurus habbazi* a été souhaitée aussi complète que possible. De façon générale j'ai cherché à donner les étapes du cheminement qui conduit à telle ou telle reconstitution de structure, à telle ou telle appréciations des déformations du fossile, le lecteur devant pouvoir se faire juge. Ce sera particulièrement le cas en ce qui concerne l'arrière-crâne de *Metoposaurus ouazzoui* ou le crâne de *Almasaurus habbazi*. On trouvera donc inséré dans le texte, avant que la reconstitution ne soit proposée, de nombreux croquis interprétatifs de pièces déformées. Dans le même esprit figureront souvent pour un même os à la fois les dessins (interprétatifs ou de reconstitution) et les photographies qui lui correspondent. Un dessin est toujours plus analytique qu'une photographie mais une photographie est plus fidèle qu'un dessin.

Pour des raisons d'économie élémentaire il est évident qu'on ne pouvait faire figurer tous les spécimens de cette collection. Toutefois le lecteur pourra voir dans la partie photographique de cet ouvrage des clichés de grands ensembles de fossiles. Ces plâtres sont spectaculaires et témoignent de façon précise des positions de fossilisations des individus (pl. XXX, XXXI, XXXII, XXXIII, XXXIV).

Une certaine importance a été attribuée, pour *Metoposaurus ouazzoui*, à la description du complexe arrière-crânien latéral, finalement mal connu jusqu'à la découverte de cette collection. Je fais figurer ici l'essentiel des coupes transversales de ce complexe qui ont été effectuées.

Les techniques de description qui seront employées sont les suivantes.

— Crâne : + Morphologie générale et métrique, puis, quand nécessaire, particularités relationnelles des os.

+ Endo- et arrière-crâne : la description sera surtout structurale, insistant moins sur les limites des différents os que sur leurs relations réciproques, leurs relations avec certains des tissus mous adjacents et éventuellement les significations fonctionnelles que l'on peut imaginer pour ces structures.

— Rachis : la description de chaque type vertébral sera faite partie par partie : centre, pleurocentre et arc neural.

— Côte, ceintures et membres. + Chaque os sera caractérisé géométriquement et j'individualiserai si possible pour chaque os un corps et des extrémités, parfois des surfaces articulaires.

+ Chacune de ces parties sera ensuite décrite en détail.

I.3. — Terminologie et convention d'orientation.

J'utiliserai principalement les termes suivants :

— antérieur ;
— postérieur ;
— supérieur ;
— inférieur ;
— interne (plutôt que médial) ;
— proximal ;
— externe (plutôt que mésial) ;
— distal.

J'utiliserai de préférence l'expression « de l'avant vers l'arrière » à antéro-postérieurement, « du bas vers le haut » à inféro-postérieurement, etc...

De la même façon je dirai du dedans vers le dehors, ou inversement, pour signifier le sens d'une succession de structures ou pour préciser qu'une structure déterminée s'éloigne ou se rapproche du plan sagittal du corps ou de l'axe d'une région anatomique donnée.

Un plan transversal sera un plan vertical perpendiculaire au plan sagittal du corps. Une « transversale » sera une droite horizontale prise dans un plan transversal.

Source : MNHN, Paris

Tableau 3. — Grandeurs et paramètres (indiqués fig. 1).

Numéros des spécimens	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	$\frac{A}{B}$	$\frac{D}{M}$	$\frac{A}{M}$	$\frac{M}{E}$
XIII/12/65 (1)	670	?		320	173	115	215	95	40	60	235	40	210	50	65	85	15			?	1,52	3,2	1,21
XIII/12/65 (3)	510	440	?	240	?	80	160	80	30	55	190	30	160	45	45	60	10	20	25	1,15	1,5	3,2	?
XIII/12/65 (4)	?	?	?	150	70	?	?	?	15	28	90	?	?	?	28	50	?	20	25	?	?	?	?
XIII/19/65 (1)	500	360	?	270	125	95	180	75	30	55	175	25	165	35	40	70	9	?	?	1,38	1,64	3,04	1,40
XIII/19/65 (2)	290	210	95	155	70	65	90	55	15	35	100	15	95	?	28	40	8	15	17	1,38	1,63	3,45	1,60
XIII/5/66	310	265	110	145	73	50	95	48	15	35	130	20	100	25	30	40	7	25	20	1,16	1,45	3,1	1,37
XIII/7/66	325	240	95	155	70	60	95	50	15	30	105	15	95	27	25	45	9	?	?	1,35	1,63	3,42	1,36
XIII/11/66	690	480	220	343	140	102	?	?	40	50	218	38	190	70	50	80	?	?	?	1,43	1,8	3,6	1,36
XIII/13/66 (1)	345	265	110	155	80	60	150	45	15	35	120	17	100	40	28	45	9	27	20	1,30	1,55	3,45	1,25
XIII/13/66 (2)	320	235	?	145	73	55	?	?	15	30	150	15	100	35	25	42	?	?	?	1,36	1,45	3,2	1,27
XIII/14/66 (2)	560	410	160	260	140	95	175	80	30	58	195	25	175	45	45	75	?	30	27	1,36	1,48	3,2	1,25
XIII/14/66 (4)	425	325	120	205	100	75	135	60	25	40	145	20	135	20	40	55	10	25	20	1,26	1,52	3,16	1,35
XIII/14/66 (5)	315	240	105	145	75	57	90	45	15	35	105	20	95	35	25	45	10	22	15	1,31	1,52	3,75	1,27
XIII/14/66 (6)	480	390	140	245	110	80	152	77	23	50	163	27	150	25	38	65	10	25	30	1,23	1,66	3,2	1,36
x	620	420	?	290	145	115	200	80	33	60	195	28	195	55	50	75	15	?	?	1,47	1,49	3,2	1,34
y	620	410	170	270	130	100	?	?	30	50	190	25	175	80	50	70	?	?	?	1,51	1,54	3,55	1,34

Source : MNHN, Paris

II. — DESCRIPTION DU CRÂNE

II.1. — Éléments de morphologie générale et métrique.

Les grands caractères morphologiques sont identiques chez tous les Métoposauridés connus :
— Narines et orbites très antérieures.
— Orbites latérales.
— Toit crânien plat. Crâne corrélativement très bas.
— Grandes fenêtres interptérygoïdiennes.
— Orbites apparaissant, partiellement au moins, en vue ventrale, dans les fenêtres interptérygoïdiennes.
— Existence de deux ouvertures palatines antérieures, etc...

Une étude exhaustive des différents paramètres susceptibles de caractériser métriquement le crâne sera probablement tentée ultérieurement. Elle sous-entend le maniement de l'ensemble de la collection, le retournement de chaque crâne ou ensemble d'individus, et n'a pu être menée à bien jusqu'à ce jour, faute de temps d'abord, de personnel et de place ensuite. Il s'agit en effet de plâtres dont le poids varie entre 60 et 1 000 kg et dont l'encombrement peut atteindre 5 m³.

Je donne néanmoins ici (tableau 3 et figure 1) quelques grandeurs relatives au toit crânien de seize spécimens, suivies de quatre rapports :

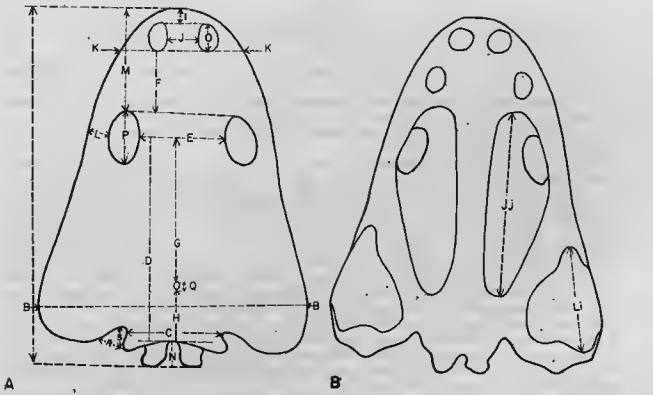


Fig. 1. — Situation des cotes transcrites dans le tableau 3.
A : toit crânien ; B : palais.

Source : MNHN, Paris

$$\frac{A}{B} = \frac{\text{longueur totale du crâne}}{\text{largeur maximum du crâne}}$$

$\frac{D}{M}$ = C'est le rapport entre : d'une part la distance entre la transversale du bord postérieur des orbites et le bord postérieur des post-pariétaux, d'autre part la longueur de la partie anté-orbitaire du crâne.

$$\frac{A}{M} = \frac{\text{longueur totale du crâne}}{\text{longueur de la partie anté-orbitaire du crâne}}$$

$$\frac{M}{E} = \frac{\text{longueur de la partie anté-orbitaire du crâne}}{\text{distance inter-orbitaire.}}$$

Bien qu'exprimé en millimètres et sans que la marge d'erreur soit précisée, ces grandeurs ne sont données, qu'à titre indicatif. En effet les longueurs des crânes ayant été les objets de ces mesures varient entre 290 et 690 millimètres c'est-à-dire qu'elles recouvent des stades de croissance très différents.

Par ailleurs elles ne tiennent que très partiellement compte des déformations subies par les fossiles.

On évitera par conséquent d'en tirer des conclusions. Dans le même esprit j'éviterai moi-même de proposer une moyenne des rapports indiqués, préférant pour cela me pencher ultérieurement sur un plus grand nombre de données.

1.2. — Toit crânien (cf. fig. 2 et pl. V, VI, VII).

Cette description s'appuiera surtout sur le spécimen XIII/36/65 (pl. VI). C'est un grand crâne (60 centimètres entre le bord antérieur des prémaxillaires et le bord postérieur des post-pariétaux). Ce crâne a été très peu déformé par la fossilisation.

Comme je l'ai dit plus haut je me bornerai à l'essentiel de ce que peut apporter *Metoposaurus ouazzoui*.

Prémaxillaires. — Ils se suturent aux os nasaux, entre les narines externes, à l'union du premier et du deuxième quart antérieurs du bord interne des narines.

Latéralement, la suture avec les *maxillaires* se situe au niveau de la moitié ou du tiers antérieur du bord externe de la narine.

On remarque sur les *prémaxillaires* de nombreux orifices qui sont sans doute ceux de glandes à mucus (fig. 2, gl.muq.). La plus grosse que l'on retrouve sur chaque crâne, se situe sur la ligne sagittale, entre les deux prémaxillaires et à l'extrémité postérieure de la suture interprémaxillaire. Son ouverture, allongée sagittalement, mesure plus de 1 centimètre de long sur le spécimen XIII/36/65 (pl. VI). Deux autres orifices s'ouvrent de part et d'autre du premier et marquent les extrémités antérieures des sillons supra-orbitaires, sillons qui pénètrent à peine sur les territoires des *prémaxillaires*. La partie antérieure et antéro-latérale des *prémaxillaires* porte un assez grand nombre de fossettes semblables dont les plus importantes sont les plus proches de la ligne de suture inter-prémaxillaires. L'ouverture principale décrite (cf. fig. 2) perce complètement à cet endroit le toit crânien et son conduit débouche au-dessus de la lame osseuse palatine qui sépare les deux fenêtres palatines antérieures. Il est possible que l'espace situé entre les volets crâniens et palatins des *prémaxillaires* ait été partiellement occupé par des glandes à mucus et les tractus vasculo-nerveux desservant les rangées dentaires. La présence de l'orifice principal a été constatée sur tous les spécimens observés. C'est ainsi qu'il est développé à des degrés divers sur les individus : XIII/7/66, XIII/13/66 (1) et (2), XIII/14/66 (2) (4) et (5), XIII/19/65 (1) et (2) (cf. pl. VI et VII).

Septomaxillaire. — Son existence chez *Metoposaurus ouazzoui* paraît peu probable tant d'après les spécimens du gisement XIII que d'après l'étude du plus gros des deux crânes de Metoposauridés du gisement XI (XI/16/66) (cf. pl. VIII B).

Source : MNHN, Paris

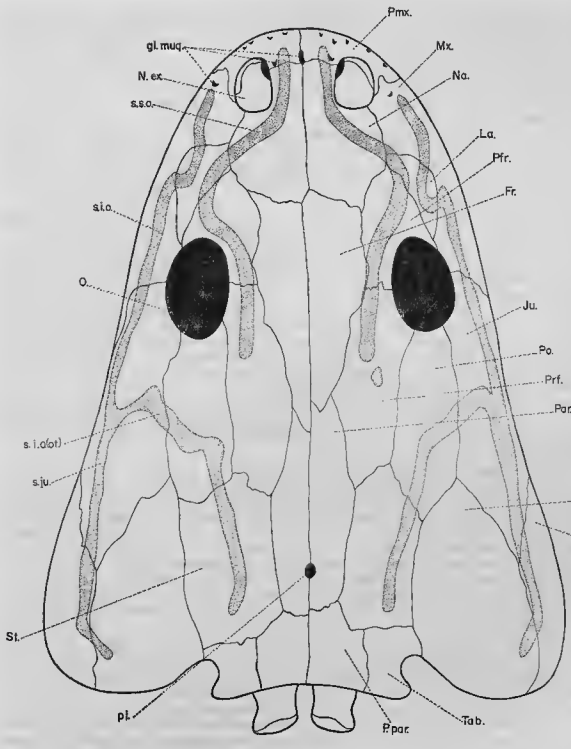


FIG. 2. — Reconstitution du toit crânien de *Metoposaurus ouazzoui*.

Ab. — Fr. : frontal ; gl.muq. : loge d'une glande muqueuse ; Ju. : jugal ; La. : lacrymal ; Mx. : maxillaire ; Na. : nasal ; N.ex. : narine externe ; O. : orbite ; Pfr. : préfrontal ; Pmx. : prémaxillaire ; Par. : pariétal ; Po. : postorbitaire ; pi. : trou pinéal ; P.par. : post-pariétal ; Pfr. : préfrontal ; Qj. : quadratojugal ; s.i.o. : sillon infra-orbitaire ; s.i.o.(ot.) : partie otique du sillon infra-orbitaire ; s.ju. : sillon jugal ; s.s.o. : sillon supra-orbitaire ; Sq. squamosal ; St. : supra-temporal ; Ta. : tabulaire.

Source : MNHN, Paris

T. Roy Chowdhury décrit chez *Metoposaurus maleriensis* (1965) un septomaxillaire dont il suppute la signification. Le même os avait déjà été décrit chez d'autres espèces de Stégocéphales. Je ne discuterai pas ici de ce problème mais exposerai seulement ce que l'on peut observer à cet égard chez *Metoposaurus ouazzoui*.

Les sutures des os crâniens sont parfaitement nettes dans la partie antérieure du crâne du spécimen XI/16/66 (pl. VII B). Je rappelle que le gisement XI, qui est approximativement au même niveau stratigraphique que le XIII, a livré deux crânes de Metopsauridés et discuterai ultérieurement (pp. 96, 97, 98) de façon plus approfondie de ces fossiles.

Les septomaxillaires qui ont été antérieurement décrits chez les Stégocéphales « terminaux » (Watson, 1956, fig. 1, 5, Watson, 1962, fig. 6, Roy Chowdhury, 1965, pp. 30, 31, 32, 33) représentent soit une enclave entre nasal, maxillaire et narine externe, soit des ossifications empiétant sur le territoire de la narine externe (cf. par exemple Watson, 1962, p. 232, fig. 6) et à relations mal définies entre palais d'une part, toit crânien de l'autre.

Envisageons les deux possibilités pour *Metoposaurus ouazzoui* en précisant au préalable quelles sont les relations du toit crânien avec le palais. En fait ces deux plaques osseuses n'ont d'autres relations que périphériques, par ce que l'on peut appeler le cul-de-sac osseux maxillaire latéral (en arrière de l'ouverture nasale externe) et le cul-de-sac osseux prémaxillaire (en avant de la même ouverture). Au niveau de la narine externe la disposition est la même si ce n'est que la plaque supéricure (le toit crânien) est amputée à l'emporte-pièce de l'ouverture nasale. De ce fait la face supérieure du palais est ici visible par cette ouverture et se poursuit vers le dehors par les maxillaire et prémaxillaire. Le plancher de la fosse nasale n'a aucune relation osseuse avec le bord postérieur de l'ouverture nasale externe. Une seule possibilité existe donc ; c'est que le septo-maxillaire soit une dépendance du toit crânien. Il ne peut pas dépendre du palais sinon à titre d'ossification que l'on supposerait adjacente à la lame ventrale du maxillaire. Mais alors quelle pourrait être son homologie avec le septo-maxillaire ou plutôt le rostral latéral des Ostéolépiformes ?

Pour Jarvik (1942, p. 625) le septomaxillaire présenterait chez les Labyrinthodontes les parties suivantes : 1) une partie faciale qui viendrait s'enclaver entre maxillaire et nasal, atteignant parfois lacrymal et même prémaxillaire. 2) un processus se projetant médialement dans la cavité nasale. 3) éventuellement un processus palatin.

Étudions ces possibilités chez *Metoposaurus ouazzoui*.

— En ce qui concerne la partie crânienne. A l'angle postéro-externe de l'orifice nasal externe existe une plage osseuse ornementée triangulaire, dont les limites sont : en avant, le bord postéro-externe de l'orifice nasal, en dedans et en arrière le sillon supra-orbitaire, en dehors et en arrière le sillon infra-orbitaire. Le bord externe du nasal traverse l'extrémité interne de ce triangle. On observe bien sur plusieurs crânes des fissures qui paraissent individualiser plus ou moins certaines plages osseuses de ce territoire mais en aucune façon des sutures. En fait la suture nasal-maxillaire est toujours très nette, jamais interrompue par une enclave antérieure et l'étude des centres de radiations de ces os comme des alignements de cupules ne donnent pas plus à penser que puisse exister un septomaxillaire tel que le décrit Roy Chowdhury chez *Metoposaurus maleriensis* (Roy Chowdhury, 1965, pp. 30 et 31).

— Sur aucun crâne je n'ai observé un processus venant du toit crânien et se dirigeant vers le bas à l'arrière de la fosse nasale. Car on pourrait envisager un tel processus, vestige du septo-maxillaire et gardant des relations avec le nasal et le maxillaire à la face inférieure de leur partie antérieure. Il m'est cependant difficile d'affirmer quoi que ce soit sur ce point car on peut imaginer une rupture accidentelle d'un tel processus vestigial et par ailleurs l'arrière-fond de la fosse nasale n'a pas été jusqu'à ce jour une de mes principales préoccupations lors des préparations.

— Si l'on étudie maintenant le plancher de la fosse nasale tel qu'il apparait en vue dorsale on observe trois aires osseuses (fig. 2) d'inégales importances : une aire interne qui constitue presque tout le plancher de cette fosse, une aire antéro-externe étroite et longue, une aire postéro-externe encore plus étroite et très courte. Ces trois aires sont respectivement formées par le vomer, le prémaxillaire et le maxillaire. Il ne semblerait donc pas y avoir ici non plus d'unité septomaxillaire.

La conclusion serait donc l'absence de septomaxillaire chez *Metoposaurus ouazzoui* si une réserve ultime ne s'imposait pas : bien qu'une face dorsale de palais ait été préparée (exemplaire XIII/x/65 ;

Source : MNHN, Paris

pl. XV, 8) la partie du palais située juste en dessous du bord postérieur de la narine externe n'a pas pu l'être, étant resté attachée au toit crânien. De ce fait subsiste un dernier doute quant à l'existence possible d'un processus vestigial ou d'une plaque septomaxillaire palatine. Mais la partie dermique d'un tel os n'existe pas.

Maxillaire. — La limite antérieure du maxillaire a été précisée lors de la description du prémaxillaire. Derrière l'orifice nasal externe le bord interne du maxillaire s'écarte du bord externe du nasal à partir du point le plus antérieur du lacrymal, situé à l'entrecoupement du bord interne du nasal et du sillon supra-orbitaire. Le maxillaire est ensuite limité du côté interne par le lacrymal jusqu'à une transversale du crâne passant par l'extrême partie antérieure de l'orbite. Il est ensuite bordé du côté interne par le jugal puis par le quadrato-jugal. Le maxillaire diminue ensuite régulièrement de largeur vers l'arrière. Son bord interne rejoint le bord latéral du crâne à la moitié de la distance existant entre le bord postérieur de l'orbite et le bord postérieur du squamosal.

Lacrymal. — Le lacrymal est un os difficile à étudier car sa délimitation exacte est souvent incertaine. Avec les post-pariétaux et les tabulaires les lacrymaux sont les os les plus petits du toit crânien. Le lacrymal recouvre une partie des sillons infra- et supra-orbitaire. Son centre de radiation se localise difficilement. Il est cependant possible de préciser quelles sont ses sutures avec les os encadrants, par exemple sur les spécimens XIII/36/66, XI/16/66 (cf. pl. VI et VII B ainsi que fig. 2).

Il est toujours allongé dans le sens longitudinal du crâne, présentant en général deux renflements se succédant antéro-postérieurement. Il se rétrécit vers l'arrière après le deuxième renflement. Il se termine en avant la liaison du tiers antérieur et du tiers moyen de la distance séparant la narine externe de l'obite. Il se termine postérieurement sur le côté externe de l'orbite, très près de son bord dont il est séparé par le préfontal et le jugal, un peu en arrière du bord antérieur de l'orbite. Il n'a donc aucun contact ni avec la narine ni avec l'orbite. Je rappellerai que le contact, ou non, avec le bord de l'orbite a servi antérieurement à la distinction entre Métoposauridés du nouveau monde (contact avec l'orbite et de l'ancien (absence de contact) (cf. par exemple Romer A. S., 1947, pp. 244, 252). Mais ces distinctions peuvent-elles avoir une réelle valeur lorsque l'on sait les difficultés qu'il y a à délimiter ces os d'abord, les grandes variations individuelles de tracé ensuite ?

Jugal. — Le jugal a sensiblement les mêmes limites que chez les autres Métoposaures. La suture qui le sépare du quadrato-jugal est un peu moins postérieure peut-être que chez *Metoposaurus maleriensis* et se rapproche davantage de ce que l'on connait chez *Metoposaurus bakeri*.

Nasal. Préfrontal. Frontal. Pariétal. Post-pariétal. Post-frontal. Post-orbitaire. Supra-temporal. Tabulaire. Squamosal. Quadrato-jugal. Tous ces os ont une morphologie dorsale très voisine de celle rencontrée chez les autres Métaposaures, en particulier *M. bakeri* et *M. maleriensis*, et il est superflu de les décrire de nouveau.

Sillons sensoriels.

++ Sillon supra-orbitaire (fig. 2, pl. V, VI, VII). Son extrémité antérieure pénètre à peine sur le territoire du prémaxillaire. Son tracé général est le même que celui observé chez les autres Métoposaures. Postérieurement il se termine sur le territoire du préfrontal, à peu près à l'emplacement du centre de radiation de cet os, qui est ici très antérieur.

++ Sillon infra-orbitaire. On le suit en avant jusqu'à la partie la plus antérieure du maxillaire, au niveau de la suture avec le prémaxillaire, mais il est alors peu marqué. Sa terminaison contre la suture citée est par exemple visible sur les spécimens XIII/13/66 (1) (pl. V), XIII/14/66 (4).

La flexure lacrymale du sillon est davantage accusée que chez les autres métoposauridés connus autant que permettent du moins d'en juger les figurations de ces espèces. Le tracé du sillon se distingue assez mal au niveau de l'orbite et en arrière de lui. Aucune liaison directe n'a été constatée avec la partie optique du sillon jugal. Ce dernier est dans le prolongement du précédent mais leur liaison réciproque se circonscrit mal, le tracé du sillon infra-orbitaire tendant à s'estomper dans sa partie postérieure la plus extrême.

++ Sillon jugal. A l'union du tiers antérieur et du tiers moyen de la distance existant entre la transversale passant par le bord postérieur de l'orbite et celle passant par le bord postérieur du squamosal, le sillon jugal prend le relais du sillon infra-orbitaire de la façon que nous avons caractérisée plus haut. Il gagne le squamosal à travers le territoire du jugal, puis du quadrato-jugal. Il suit

Source : MNHN, Paris

la suture du quadrato-jugal avec le squamosal puis s'infléchit vers l'intérieur et vers l'arrière en direction de l'angle postéro-externe de l'échancrure otique. Parvenu à proximité du bord postérieur du squamosal il se coude alors à angle aigu, suit vers le debors le bord postérieur du crâne pour se terminer à l'endroit où le bord supéro-interne du quadrato-jugal rejoint le bord postérieur du toit crânien. Ce sillon montre un tracé particulièrement net sur le crâne X111/14/66 (4) à droite.

++ Partie otique du sillon jugal. Cette unité est parfois reliée au sillon infra-orbitaire. En réalité, du moins chez *Metoposaurus ouazzoui* il est en prolongation du sillon jugal et sa direction fait un angle aigu avec celle du sillon infra-orbitaire. Son tracé est similaire à celui observé chez les autres Métoposaures. Le sillon se termine aux alentours du centre de radiation du supra-temporal. La partie otique du sillon jugal est très large par rapport aux autres unités sensorielles du toit crânien. Il a tendance à s'estomper dans son cours postérieur.

On peut noter une anomalie sur le spécimen X111/7/66 à droite : un sillon surnuméraire part de l'endroit où les sillons supra-orbitaires et infra-orbitaires sont confluents (entre narine et orbite sur le territoire du lacrymal) et il aboutit à la narine.

++ Sillon supra-maxillaire. Il est possible que ce sillon plus ou moins hypothétique soit représenté par une rainure assez longue située le long du bord externe du quadrato-jugal et que l'on observe sur les spécimens X111/13/66 (1) à gauche et à droite. Je renverrai ici à la discussion menée sur ce point dans la description d'*Almasaurus habbazi* (p. 189 ; fig. 80, 81 ; pl. LX111 C et E, LXV1 A).

11.3. — Le palais.

Comme le toit crânien, il sera décrit brièvement (cf. fig. 3 ; pl. V111 et IX).

Parasphénoïde.

++ Lame basale. Sa morphologie et ses limites sont à peu de chose prés celles connues chez les autres métoposauridés.

En 1962, Watson a décrit et figuré, pour la plupart des espèces faisant l'objet de son travail, ce qu'il appelle des « poches » (pockets). Cette structure paire existe aussi chez *Metoposaurus ouazzoui*. Il s'agit de deux enfoncements de la face ventrale de la plaque basale du parasphénoïde, à la fois transversaux et longitudinaux (cf. fig. 3 ; pl. 1X) ayant chacun une forme plus ou moins en sourcils et s'affrontant sagittalement par leurs parties longitudinales en formant un T. Ils se situent donc de part et d'autre de la ligne sagittale, dans le tiers postérieur de la plaque basale du parasphénoïde. Les deux quadrants postérieurs définis par le T sont déprimés par rapport aux branches du T, s'enfonçant en effet, comme le dit Watson, en « poches » sous ces branches. La situation de ce deux rainures, apparemment moins profondes dans notre espèce que dans les genres précédents, donne à penser qu'elles ont pu servir à l'insertion de muscles droits vertébraux-crâniens.

++ Processus cultriforme. De l'arrière vers l'avant le processus cultriforme, après s'être un peu rétréci à son quart postérieur a une largeur constante puis, dans le tiers antérieur va en s'élargissant. Dans sa partie la plus antérieure, en avant des fenêtres palatines et entre les vomers, il se termine en pointe. Dans sa partie la plus large, à l'extrémité antérieure des fenêtres palatines sa largeur est presqu'égale à celle de la plaque basale. Dorsalement son tiers médian est différencié en une profonde gouttière dont les parois latérales se raccordaient en haut au sphénethmoïde (fig. 4 A). En avant (fig. 4 B) sa face dorsale est simplement légèrement concave vers le haut.

Pterygoïdes.

++ Le corps. Sa largeur est approximativement les deux-tiers de celle de la plaque basale du parasphénoïde. On peut l'assimiler à une plaque hexagonale à côtés irréguliers. Trois de ces côtés sont concave vers l'extérieur de l'os :

— Il constitue le bord antérieur de ce que l'on peut appeler l'échancrure otique palatine, la branche carrée et l'exoccipital constituant les bords externe et interne de cette échancrure (cf. fig. 3).

— Il constitue le bord interne de la fenêtre de l'adducteur de la mandibule.

— Il constitue le bord postérieur de la fenêtre interptérygoïdienne ou palatine moyenne.

++ Branche palatine.

Source : MNHN, Paris

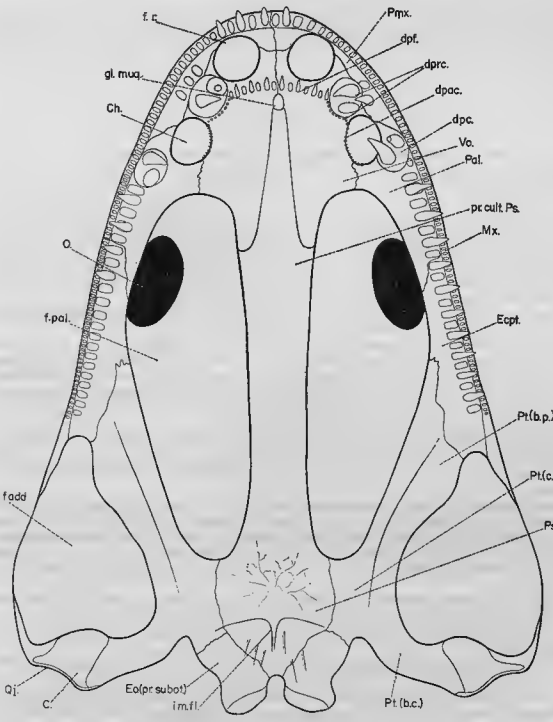


FIG. 3. — Reconstitution du palais de *Metoposaurus ouazzoui*.

Le remplacement dentaire binaire a été symbolisé là où il a pu être vérifié.

Ab. — C. : carré ; Ch. : choane ; dpc. : dents postchoanales ; dpac. : dents parachoanales ; dpf. : dents postfenestrales ; dprc. : dents préchoanales ; Ecpt. : ectoptérygoïde ; Eo.(pr.subot.) : processus subotique de l'exoccipital ; f. add. : fosse de l'adducteur ; f.pt. : fenêtre post-temporale ; f.pal. : fenêtre palatine ; f.r. fenêtre : rostrale ; gl.muq. : loge d'une glande muqueuse ; i.m.fl. : insertion musculaire des fléchisseurs du crâne ; Mx. : maxillaire ; O. : orbites ; Pal. : palatin ; pr.cult.Ps. : parasphénoïde ; Pt. (b.c.) : branche carrée du ptérygoïde ; Pt.(b.p.) : branche palatine du ptérygoïde ; Pt.(c.) : corps du ptérygoïde ; Qj. : quadrato-jugal ; Vo. vomer. :

Source : MNHN, Paris

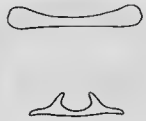


FIG. 4. — Deux coupes transverses du processus cultriforme du parasphénoïde chez *Metoposaurus ouazzoui*.
A) Vers le milieu ; B) En arrière.

Elle va d'abord en se retrécissant de dedans en dehors depuis la racine médiale de la branche jusqu'à la moitié environ, puis elle s'élargit de nouveau. Dans cette partie externe son bord postérieur dessine une convexité. La ligne de suture avec l'ectoptérygoïde part, en arrière, du point le plus antérieur du bord de la fenêtre de l'adducteur. Elle se dirige vers l'avant et parallèlement au bord externe du crâne. Elle aboutit au bord externe de la fenêtre interptérygoïdienne un peu en avant du milieu de ce bord et en arrière de la projection de l'orbite sur le plan du palais.

++ Branche carrée. Nous n'étudierons ici que sa face ventrale et les bords attenants. Le reste de cette unité constituant pro parte le complexe ascendant.

La longueur de la branche carrée est approximativement égale à celle du corps de l'os. La face ventrale regarde vers le bas mais un peu aussi vers l'arrière surtout dans sa partie distale. Sa largeur avoisine le quart de sa longueur. Elle s'abaisse dans sa partie distale pour former la muraille interne de l'articulation crânienne avec la mandibule sous forme d'une languette terminée distalement par un bord plus ou moins crênelé lorsqu'il est intact (insertion du cartilage articulaire) (fig. 7, 13 A, 14 A ; pl. XV C).

La branche carrée dessine une courbe concave vers la fenêtre de l'adducteur dont elle forme le bord postérieur.

Exoccipitaux. En vue ventrale on peut de l'avant vers l'arrière distinguer trois parties aux exoccipitaux.

++ La face inférieure du processus sub-otique. Elle est plane et lisse dans son ensemble si l'on excepte deux très légères dépressions dans sa partie antérieure et des petites crêtes obliques vers l'arrière et le dehors, crêtes surtout situées dans la partie antérieure de la moitié postérieure de cette face (cf. fig. 3). Ces détails (dépressions et crêtes) étaient probablement en relation avec les insertions de muscles vertébraux-crâniens ventraux, comme la structure en T décrite sur la face ventrale du parasphénoïde.

++ Col du condyle occipital. Il est très court. On y distingue des traces d'insertions musculaires dont une crête mousse concave vers le dehors.

++ Le condyle occipital lui-même qui ne présente en vue ventrale aucune particularité structurale particulière.

Nous reviendrons sur la description générale de l'exoccipital lors de la description de l'arrière-crâne (p. 54).

Carré (fig. 5, 6, 7). Anticipant sur la description de la face postérieure du crâne, je tiendrai compte pour la description du carré des enseignements de la série de coupes analysée plus loin (pp. 70 à 76).

On peut distinguer schématiquement deux parties.

— Le massif articulaire du carré. Il peut être assimilé à une pyramide à base triangulaire, la face inférieure étant la face articulaire du carré. Les trois autres faces seraient antérieure, postérieure, interne.

— Le « manche » du carré, processus de morphologie assimilable à un parallépipède que le carré envoie vers l'intérieur, le long de la face antérieure du complexe ascendant ptérygoïdo-squamosal,

Source : MNHN, Paris

et sur la face interne duquel s'insérait l'ossification antérieure de la branche carrée du ptérygoïde (p. 68, fig. 5 et 6). On peut admettre que ce parallélipipède s'insère sur le massif articulaire du carré le long de son arête antéro-interne (fig. 6, 13 B et 14 C).

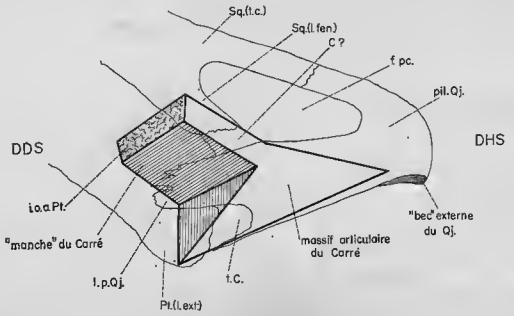


Fig. 5. — *Metoposaurus ouazzoui*. Mise en place schématique de l'os carré parmi les autres unités osseuses péri-incombantes. Vue postérieure.

Ab. — C. : carré ; DDS. : dedans ; DHS. : dehors ; f.pc. : fenêtre palatocarrée ; i.o.a.Pt. : insertion de l'ossification antérieure du ptérygoïde ; l.p.Qj. : lamelle postérieure du quadrato-jugal ; pil.Qj. : pilier du quadrato-jugal ; Pt.(l.ext.) : lamelle externe du ptérygoïde ; Sq.(l.fen.) : lamelle fenestrale du squamosal ; Sq. : squamosal ; Sq.(t.c.) : partie dermique du squamosal ; t.C. : tubérosité du carré.

Le massif articulaire du carré n'est accessible à l'observation que par sa face ventrale. Ses faces antérieure et postérieure sont recouvertes par le quadrato-jugal. La partie de la face interne sur laquelle ne s'insère pas le manche du carré est masquée par la lamelle externe du ptérygoïde en bas, la lamelle postérieure du quadrato-jugal en haut (voir description du quadrato-jugal p. 65).

Le manche du carré est recouvert :

— En avant :

\+ en bas par la branche carré du ptérygoïde ;

\+ au milieu par la lamelle antérieure du quadrato-jugal ;

\+ en haut par la lamelle fenestrale du squamosal.

— En bas par la branche carrée du ptérygoïde.

— En arrière :

\+ sur les deux tiers inférieurs de sa hauteur par la branche carrée du ptérygoïde ;

\+ sur le tiers supérieur de sa hauteur par la lamelle fenestrale du squamosal.

— En haut par la lamelle fenestrale du squamosal du côté interne. Du côté externe elle pouvait être partiellement découverte. En ce cas le carré participait pour une petite part à la formation du bord inférieur de la fenêtre palato-carrée.

L'extension de ces différentes unités osseuses semble être très variable en fonction des individus.

Sur le fossile le dégagement de la face ventrale du carré est difficile car, comme toute les faces articulaires chez *Metoposaurus ouazzoui*, la surface osseuse est spongieuse, mal délimitée de la gangue avec laquelle l'os paraît s'interpénétrer. Une épaisse couche de cartilage devait recouvrir et corriger cette surface.

Source : MNHN, Paris

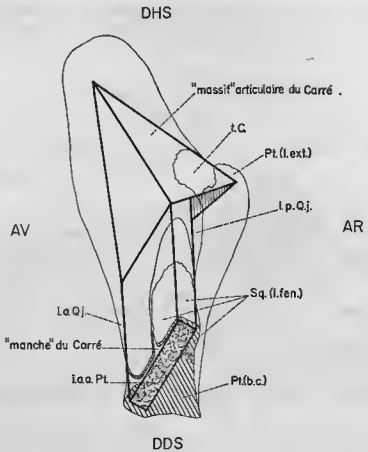


Fig. 6. — *Metoposaurus ouazzoui*. Mise en place schématique de l'os carré parmi les autres unités osseuses péri-incombantes. Vue de l'intérieur et d'en haut.

Ab. — Mêmes abréviations que pour la figure précédente avec en plus : AR. : arrière ; AV. : avant ; l.a.Qj. : lamelle antérieure du quadrato-jugal ; Pt.(b.c.) : branche carrée du ptérygoïde.

L'appareil articulaire. Les irrégularités que l'on peut noter au niveau des parties du ptérygoïde et du quadrato-jugal bordant le massif articulaire carré (pp. 52 et 65) témoignent sans doute de l'ancrage des cartilages et de l'appareil capsulaire et ligamentaire (*bec ext. Qj, Pt. (l. ext.)*, fig. 5, 7, 13 C, 14 A, 15, 21 ; pl. VIII, X et XV C).

Ptérygoïde et quadrato-jugal constituent en effet ce que l'on peut appeler les « freins » de l'articulation crânio-mandibulaire. Ces trois languettes sont : la languette externe du Ptérygoïde, déjà sommairement décrite (p. 52), les languettes antérieure et postérieure du quadrato-jugal (p. 65). Elles forment un bourrelet qui est saillant sous le niveau de la surface articulaire du carré (cf. coupes 12 à 16 ; pl. LI et 17 à 23 ; pl. LII). Le quadrato-jugal constitue à l'angle externe de cette articulation un bec en relief de 1 centimètre environ par rapport à la surface articulaire sur les gros spécimens. Ce bec, qui est partiellement évidé dans sa concavité interne sur le spécimen x par exemple (fig. 13 C et pl. XV C) devait servir sur le vivant à l'insertion de puissants ligaments latéro-articulaires, de la même façon que la partie la plus en relief du bourrelet ptérygoïdien opposé (fig. 13 C, 14 B, 21 ; pl. VIII, LI, LII). L'axe passant par ces deux points d'ancrage constituait l'axe principale de rotation de la mandibule sur le crâne. Le carré constitue aussi un « bec » à l'angle antéro-interne de l'articulation mais il est seulement saillant vers le dedans et vers l'avant et non vers le bas.

Sans pouvoir prétendre à une analyse précise de la mécanique articulaire crânio-mandibulaire on peut dire qu'étant donné les courbures complexes de chaque hémimandibule, il est nécessaire d'admettre qu'existait un jeu important de la symphyse mandibulaire à l'ouverture de la bouche.

Source : MNHN, Paris

Les discordances de rotation des deux hémimandibules opposées devaient être également compensées par un certain enroulement hélicoïdal des surfaces articulaires elles-mêmes. Sur la face articulaire mandibulaire dépourvue de cartilage on peut reconnaître schématiquement deux plans principaux : un plan antérieur sur lequel s'appuyait la mandibule en occlusion, l'autre postérieur sur lequel s'appuyait la mandibule en extension forcée. Les axes de rotations des plans articulaires postérieurs de chaque hémimandibule devaient faire un angle beaucoup plus ouvert vers l'avant que les axes des surfaces antérieures. L'extension mandibulaire (l'ouverture de la bouche) devait s'accompagner de mouvements non négligeables de nutation au niveau de la symphyse et le ligament symphysaire devait avoir une grande laxité.

Palatin. Sur le spécimen X111/14/66 (2), en particulier, la suture palatin-vomer est accessible à l'observation. Les rapports sont les mêmes que chez *Buettneria*. Le croc palatin des Métoposaures s'y retrouve ainsi que la rangée de petites dents parachoanales longeant le bord interne de la narine interne. Cependant elles sont situées sur le bord même de la choane, presque dans sa cavité et sont de ce fait difficilement observables.

Vomer. Il semble que la suture des vomers et du processus cultriforme du parasphénoïde ait sur l'espèce marocaine la même disposition que chez les autres Métoposauridés. La pluralité de variations apparente de cette disposition que l'on observe est d'ailleurs dûe à sa nature : chacun des vomers envoie vers l'intérieur un processus lamellaire qui recouvre latéralement le processus cultriforme ne laissant apparaître au milieu qu'une languette qui va buter en avant contre le bord postérieur du prémaxillaire. Selon que la pièce est plus ou moins bien conservée, selon aussi que la préparation du crâne a épargné ou non la totalité des processus vomériens, le processus du parasphénoïde se trouve plus ou moins découvert.

Le vomer forme de chaque côté le bord antérieur et la partie antérieure du bord interne de la fenêtre interptérygoïdienne homolatérale. Notons à cet égard que le terme de fenêtre interptérygoïdienne est assez impropre. Celui de fenêtre palatine conviendrait mieux. On attribuerait alors le nom de fenêtre rostrale à l'ouverture située au carrefour prémaxillaire-vomer et celui de fenêtre de l'adducteur à la fenêtre la plus postérieure du palais. Ce sont ces appellations qui seront employées ici.

On peut observer la suture vomer-prémaxillaire et l'on constate aussi l'existence de la rangée de dents post-fenestrales.

Prémaxillaires. Ils constituent le bord antérieur des fenêtres rostrales. Ces dernières sont entourées d'une marge osseuse fortement déprimée par rapport au reste de la partie antérieure du palais sauf entre les deux fenêtres rostrales où au contraire les deux prémaxillaires s'affrontent en formant une crête légèrement ensellée transversalement.

Maxillaires. La préparation de la face ventrale de cet os a été sommaire sur tous les spécimens pour les raisons déjà évoquées (p. 41). Aucune rangée dentaire complète n'a été préparée. D'après les préparations dont je dispose il ne semble pas y avoir de traits particuliers ou inédits à signaler.

II.4. — Morphologie de la face postérieure du crâne (fig. 7 ; pl. XV C 35 XVI F).

Je divise la face postérieure du crâne en trois parties :

— Le massif occipital médian.

— Les deux ailes arrière-crâniennes, symétriques de part et d'autre du massif occipital médian.

II.4.1. — *Massif occipital médian.*

Incliné de l'arrière et du bas vers l'avant et le haut, en forme de trapèze isocèle à grande base supérieure, il est limité par (fig. 8) :

— En bas et en arrière les condyles occipitaux.

— En haut et en avant le bord postérieur des post-pariétaux et des tabulaires.

— Latéralement, les bords externes des trabecula parotica c'est-à-dire des lames osseuses constituée par les processus parotiques des exoccipitaux (pr.par.) et paraoccipitaux des tabulaires (pr.par.t.).

Source : MNHN, Paris

On peut remarquer à l'étage inférieur de l'orifice median l'entrée de la loge du basioccipital (fig. 8 : i.c.Bo.) dont je préciserai ultérieurement les relations avec l'exoccipital. Au-dessus le foramen magnum. Au-dessus encore, sous le toit crânien, la loge du supraoccipital cartilagineux (C.So.). Je décrirai ultérieurement les relations de cet os avec l'exoccipital.

La fenêtre post-temporale est réduite à un simple foramen très haut situé, masqué par le rebord postérieur du toit crânien (f.pt. : fig. 7, 8 ; pl. XVI F).

II.4.2. — *Ailes arrière-crâniennes* (fig. 15).

Leur morphologie générale est celle rencontrée chez les autres Métoposauridés. Comme pour l'unité précédente je détaillerai plus loin l'anatomie de chaque os.

Seuls les grands traits structuraux seront décrits ici.

Le crâne est très bas et la hauteur maximum de la paroi arrière-crânienne latérale est approximativement égale à la moitié de la longueur de la branche carrée du ptérygoïde.

L'aile latérale fait un angle d'environ 70 degrés avec le bord externe du processus subotique de l'exoccipital. Elle est constituée en bas par la branche carrée du ptérygoïde d'où se détache vers le haut ce que l'on appelle communément la lamelle ascendante.

La paroi postérieure du crâne diminue de hauteur vers l'extérieur pour constituer le bord inférieur de la moitié interne de la fenêtre palato-carrée (f.pc.). Cette fenêtre est très ouverte, triangulaire, à grande base supérieure (cf. fig. 7).

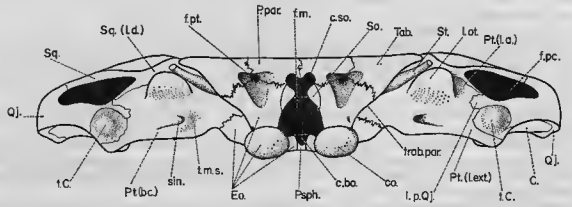


Fig. 7. — Reconstitution de la face postérieure du crâne de *Metoposaurus ouaszoui*.

Ab. — C. : carré ; c.bo. : cartilage basi occipital ; c.so. : cartilage supra occipital ; Eo. : exoccipital ; f.m. : foramen magnum ; f.pc. : fenêtre palato-carrée ; f.pt. : fenêtre post-temporale ; l.ot. : Lamelle otique ; l.p.Qj. : lamelle postérieure du quadrato-jugal ; P.par. : post-pariétal ; Psph. : parasphénoïde ; Pt.(bc.) : branche carrée du ptérygoïde ; Pt.(l.a.) : lame ascendante du ptérygoïde ; Pt.(l.ext.) : lamelle externe du ptérygoïde ; Qj. : quadrato-jugal ; sin. : sinus ptérygoïdien ; So. : supra occipital ; Sq. : squamosal ; Sq.(l.d.) : lame descendante du squamosal ; St. : supra-temporal ; Tab. : tabulaire ; t.C. : tubercule du carré ; t.m.s. : tuberosité médio-sinusale ; trab. par. : trabecula parotica.

Le deuxième côté, inférieur et externe, de la fenêtre est constitué par la partie supérieure du condyle articulaire crânien (articulation crânio-mandibulaire) c'est-à-dire la languette postérieure du quadrato-jugal, languette coiffant dorsalement et postérieurement l'os carré.

Le bord postérieur de la partie crânienne de l'articulation crânio-mandibulaire part, en dedans, de l'extrémité externe de la branche carrée du ptérygoïde, se dirige vers l'extérieur et l'avant en faisant un angle de 120° (ouvert vers l'avant) avec la branche carrée. A l'union des deux unités et sur la face postérieure du carré se situe ce que Watson (1962) appelle la « bosse du carré » et que je dénommerai pour l'homogénéité nomenclaturale « tubérosité du carrée » (t.C. : cf. fig. 7, 13 A et B, 14 A et C ; pl. XV C et XVI F).

Dans sa partie externe le massif articulaire se soude au toit crânien par l'intermédiaire du pilier du quadrato-jugal (pil.Qj. : fig. 5, 7 ; pl. XV C), fermant ainsi l'angle externe de la fenêtre palatocarrée.

Source : MNHN, Paris

II.5. — Ostéologie arrière-crânienne.

II.5.1. — *Complexe occipital* (exoccipital, basioccipital, supraoccipital).

J'inclurai pour une grande part la description du basioccipital et du supraoccipital dans celle de l'exoccipital.

L'exoccipital est en contact avec les os suivants (fig. 7, 8, 9, 10, 11, 12) :

— En haut, le tabulaire et le post-pariétal.

— En bas et en avant le parasphénoïde (à l'intérieur) et le ptérygoïde (à l'extérieur).

— En avant avec l'opisthotique.

L'exoccipital peut se décomposer en un condyle postérieur, deux processus supérieurs prenant contact avec le tabulaire et le post-pariétal en haut, l'opisthotique en avant, une lame basale horizontale ayant une suture avec le parasphénoïde, un processus subotique qui a une suture avec le parasphénoïde et une autre avec le ptérygoïde. Je décrirai successivement ces cinq éléments.

II.5.1.1. — *Condyle occipital.*

La surface articulaire est un peu plus haute latéralement que médialement. Son grand axe est sensiblement horizontal. Incliné à environ 20° par rapport au plan transversal du crâne elle regarde vers l'arrière et le dedans. La périphérie de la surface articulaire est marquée par un bourrelet ou une crête, selon les endroits, traces d'insertion de la capsule articulaire atloïdo-occipitale.

Le col du condyle est surtout observable dans sa partie externe. Il passe latéralement par l'orifice de sortie du nerf X (cf. p. 91) et en haut par l'insertion des processus supérieurs (fig. 8, pl. VIII).

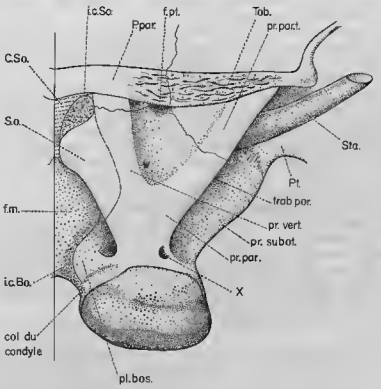


Fig. 8. — *Metoposaurus ouazzoui*. Massif occipital median droit en vue postérieure.

Ab. — C.So. : cartilage supra occipital ; fm. : foramen magnum ; f.pt. : fenêtre post-temporale ; f.X. : orifice de sortie du nerf X ; i.c.Bo. : inversion du cartilage basi occipital ; P.par. : post-pariétal ; pl.bas. : plaque basale de l'exoccipital ; pr.par. : processus parotique de l'exoccipital ; pr.subot. : processus subotique de l'exoccipital ; pr.vert. : processus vertical de l'exoccipital ; So. : supra occipital ; Sta. : stapes ; Tab. : tabulaire.

Source : MNHN, Paris

Du côté interne la plaque basale, épaisse, s'insère à la limite même de la surface articulaire (*pl. bas* : fig. 8). L'orifice d'entrée du X se situe du côté interne dans l'angle de jonction de la plaque basale (cf. plus bas) et du processus vertical (fig. 10). L'orifice présumé du nerf XII serait situé sur le côté externe du condyle, en bas et en arrière de l'orifice du X (fig. 26). Ventralement on ne décèle aucune ensellure, en avant de la surface articulaire, qui permettrait de parler de col.

On peut noter sur la face latérale du col du condyle la présence de petits tubercules alignés parallèlement au bord de la surface articulaire. Ces tubercules sont surtout visibles sur les plus gros crânes et constituaient probablement des points d'attache de ligaments du système occipito-atloïdien latéral.

La configuration de la surface articulaire ne devait autoriser que des mouvements dans un plan vertical. Nous verrons que la partie ventrale de la ceinture scapulaire devait exclure également des mouvements latéraux de la tête, sinon d'amplitude minime.

II.5.1.2. — *Plaque basale et processus subotique.*

Cette distinction est difficile à faire. Disons que :

— *la plaque basale* est la partie de l'exoccipital sur la face supérieure de laquelle s'insèrent les deux processus supérieurs (pl. LV/38), et, en arrière, le condyle, mais surtout la partie qui sert d'enveloppe à la partie externe et ossifiée du basioccipital (voir ci-après et fig. 9, 10 ; pl. XI A, XV C, LVII/43 à 45).

— *le processus sub-otique* se dirige vers l'avant et l'extérieur, sous la tige du stapes, sous la partie externe de la capsule otique, et entre en contact avec le ptérygoïde.

Plaque basale et processus sub-otique sont séparés :

+ en arrière par le pilier d'insertion des processus verticaux de l'exoccipital ;

+ en avant par la crête sous-otique.

Les deux unités distinguées de la sorte, un peu artificiellement, font liaison en avant et en dedans, avec le parasphénoïde. Avant de les décrire de façon plus précise il importe de définir ce que j'appelle crête sous-otique : c'est une crête qui part, en arrière, de la face antérieure du pilier d'insertion des processus supérieurs de l'exoccipital (cr.ss.ot. : fig. 10, 25, 26, 27 et pl. XI, XII, XIII, XIV) et qui aboutit en avant à la crête parafenestrale de Säve-Söderbergh (1936, pp. 18 et 19). Je rappellerai que, selon Säve-Söderbergh, c'est dans l'épaisseur de la crête parafenestrale que passe le tunnel carotidien (cf. pl. XI A ; cr.pf.ss.). La crête sous-otique est donc le prolongement vers l'arrière de la crête parafenestrale de Säve-Söderbergh. En fait les deux crêtes constituent une seule et même structure qui marque chez *Metoposaurus ouazzoui* la limite externe de la muraille cartilagineuse externe emballant l'endocrâne et ses annexes otiques.

Je décrirai maintenant plus en détail ces deux unités.

A) Plaque basale. Elle se présente approximativement comme une plaque épaisse, en demi-cercle. Son diamètre, zone d'accollement au processus sub-otique, est, nous l'avons vu, le pilier des processus supérieurs de l'exoccipital en arrière, la crête sous-otique en avant (pl. XI A).

Son épaisseur est d'environ un centimètre sur le spécimen x (individu de grande dimension : crâne d'environ 60 cm). Les coupes effectuées sur le spécimen z semblent montrer que cette plaque contient en son épaisseur une ossification indépendante constituée par le basioccipital (fig. 9, 10 ; pl. LVI et LVII).

La partie inférieure de la plaque basale se suture par la partie antérieure de son bord interne avec le parasphénoïde.

La moitié postérieure du bord interne est libre sur le fossile, ménageant avec la même unité controlatérale l'échancrure basioccipitale qui devait être comblée sur le vivant par la partie cartilagineuse du basioccipital (pl. XI A et XV C).

Le bord demi-circulaire de l'os est du reste déprimé longitudinalement par une gouttière dans laquelle venait probablement s'insérer la partie cartilagineuse du basioccipital qui prolongeait ainsi la partie osseuse incluse « en sandwich » dans l'exoccipital (fig. 10 ; pl. XI A). Sur le vivant, une lame cartilagineuse ou d'os enchondral peu dense joignait ainsi les deux basioccipitaux osseux. On peut

Source : MNHN, Paris

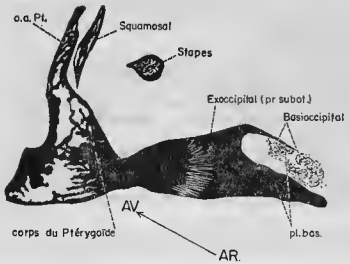


Fig. 9. — Coupe oblique n° 45 de l'arrière-crâne de *Metoposaurus ouazzoui*. Cf. aussi pl. LVII.
Les cavités de l'os sont en clair.
Ab. — o.a.Pt. : ossification antérieure du ptérygoïde ; pl.bas. : plaque basale de l'exoccipital ; pl. subot. : processus subotique de l'exoccipital.

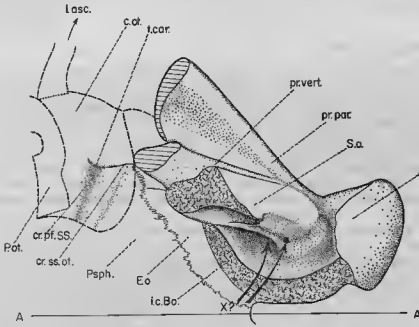


Fig. 10. — Exoccipital droit de *Metoposaurus ouazzoui* vu de l'intérieur et d'en haut.
Les 2 flèches indiquent 2 trajets possibles pour le nerf vague : l'un entre capsule optique et processus supérieur (fissure métotique), l'autre, plus probable, qui est celui du tunnel de l'exoccipital.
Ab. — c.o. : Condyles occipitaux ; c.ot. : capsule otique ; Eo. : exoccipital ; i.c.Bo. : insertion du cartilage supra-occipital ; Lasc. : lame ascendante ; P.ot. : prootique ; pr.par. : processus parotique de l'exoccipital ; pr. vert. : processus vertical de l'exoccipital ; Psph. : parasphénoïde ; So. : supra occipital ; t.car. : tunnel carotidien.

Source : MNHN, Paris

penser qu'en avant le basioccipital cartilagineux faisait jonction avec la lame cartilagineuse du basisphénoïde. De la même façon, vers le haut, une paroi cartilagineuse devait rejoindre la capsule otique ossifiée, le tout moulant les reliefs dure-mériens et sinusaux au niveau de la partie postérieure de l'encéphale, comme les sorties de nerfs.

Que l'ossification de cette partie du crâne ait été très variable, voire inconstante, est attesté par la présence, à droite sur le spécimen x, d'une plage osseuse issue de la partie antérieure de la gouttière de l'exoccipital, paraissant prolonger cet os vers l'avant, et se terminant en biseau sur la face dorsale du parasphénoïde. On ne trouve pas son équivalent à gauche. Macroscopiquement cette plage osseuse semble composée de tissu osseux spongieux et appartient certainement au basioccipital (fig. 9, 10 et pl. XI A, XII).

B) Lame ou processus subotique. Cette lame osseuse épaisse borde latéralement le parasphénoïde en avant, la lame basale de l'exoccipital en arrière. Le condyle occipital est dans son prolongement. La suture de son extrémité antérieure avec le corps du ptérygoïde a une direction qui prolonge vers l'extérieur le bord postérieur du tunnel de la carotide interne (crête parafenestrale de Säve-Söderbergh).

Le bord diamétral externe de la lame basale de l'exoccipital se continue en avant sur le processus sous-otique par la crête sous-otique, crête qui aboutit à l'angle postéro-externe du tunnel de la carotide (pl. XI A).

La face dorsale du processus sous-otique de l'exoccipital montre deux versants, l'un externe l'autre interne, le versant externe étant le plus large. Les deux versants sont séparés par la crête sous-otique. Le versant externe s'incline doucement vers le bas et l'extérieur tandis que le versant interne dessine une gouttière s'ouvrant vers l'intérieur.

En avant, l'union de la lame sous-otique et du ptérygoïde est marquée par une échancrure à bord mousse du bord latéral du plancher crânien. Il semble que cette échancrure soit due au passage contre le bord externe du plancher crânien de la carotide interne, quelques centimètres à l'extérieur de l'entrée du tunnel carotidien (pl. XI A, XII et XIII).

11.5.1.3. — *Les processus supérieurs.*

Ils sont unis par un tronc commun, ou pilier, à leur partie inférieure. Le tronc commun s'insère à l'union du processus subotique, de la lame basale et du col du condyle occipital. Chez les Métoposauridés, la fenêtre post-temporale, située entre les deux processus de l'exoccipital et les deux processus respectivement adverses du toit crânien, cette fenêtre est presque vestigiale (fig. 7 et 8 ; pl. XVI F). En vue postérieure elle est presque dissimulée par le bord postérieur du toit crânien. De ce fait, les processus exoccipitaux supérieurs demeurent unis, sauf dans leur partie supérieure, par une lamelle osseuse qui est assez fine, surtout dans sa partie centrale. Le tout forme un secteur d'enveloppe conique à concavité postérieure et sommet inférieur. Les processus supraoccipital du post-pariétal et paroccipital du tabulaire sont très courts et partiellement masqués en vue postérieure par le rebord surincombant du toit crânien.

L'étude de *Metoposaurus ouazzoui* semble montrer que le processus lamellosus (cf. par exemple Bystrov et Efremov, 1940, fig. 11, 12, 14) qui ferme le foramen magnum en haut et constitue le plancher de la loge du supraoccipital d'après les données classiques, est en réalité constitué par une ossification autre que l'exoccipital (cf. p. 63). La suture et le plan d'accolement des deux structures sont surtout observables en vue supérieure (fig. 11 C, 12 C ; pl. XIII et XIV A) et en vue antérieure (fig. 11 B, fig. 12 B). En vue postérieure on peut la constater sur le spécimen z, à droite en particulier (fig. 12 A). La face supérieure du processus lamellosus constitue une surface d'insertion de la partie cartilagineuse du supraoccipital. Il semble donc logique d'admettre que l'ossification indépendante de l'exoccipital dont j'ai parlé et qui constitue le processus lamellosus comme la paroi latérale du foramen magnum est ici constituée par le supra-cepital (fig. 8). Il y avait du reste dans cette appartenance beaucoup d'analogies avec ce que Watson décrit chez *Eubrachyops townendae* (Watson D. M. S., 1956, p. 350, fig. 15).

Source : MNHN, Paris

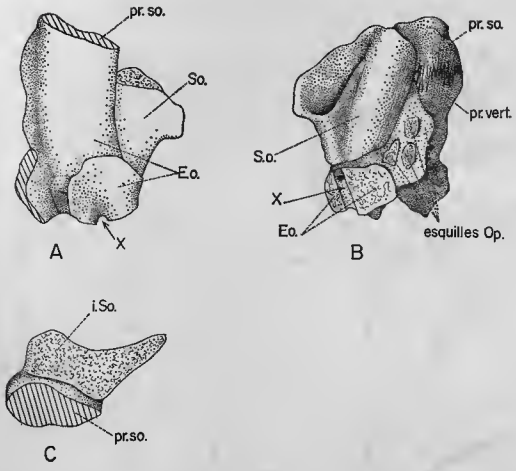


FIG. 11. — *Metoposaurus ouazzoui.*

Fragment de la partie supérieure du complexe occipital gauche du spécimen x.

A. Vue postérieure. — B. Vue antérieure. On remarquera ce qui est peut être l'ahouchement d'un tunnel secondaire dans la lumière du tunnel du nef vague. — C. Vue supérieure.

Ab. — Eo : exoccipital ; i.So : Insertion du supra occipital cartilagineux ; Op. : opisthotique ; pr.So. ; processus supra occipital du post-pariétal ; pr.vert. : processus vertical de l'exoccipital ; So. : supra occipital.

Sur une coupe horizontale de ce complexe osseux vertical, on trouverait donc de l'intérieur vers l'extérieur (cf. fig. 12 A et 12 C) :

— le supraoccipital ;
— le processus vertical de l'exoccipital ;
— le processus parotique de l'exoccipital.

Les deux derniers sont unis et ne sont que virtuellement séparés, à ce niveau, par une dépression triangulaire à sommet inférieur dont la base supérieure passe par la fenêtre post-temporale (fig. 8, 12 A et pl. XVI F). Dans la partie inférieure de cette dépression on note l'existence d'un petit foramen nourricier de l'os.

La section du processus vertical est ovalaire ou triangulaire (cf. fig. 12 C). Celle du processus parotique est étroite et allongée en « virgule », de direction transversale (fig. 10, 12 C). Le premier processus est en colonne, le second en lame courbe, l'ensemble formant, ai-je dit plus haut (p. 60) un secteur d'enveloppe conique.

Les figures 11 et 12 représentent deux complexes supérieurs de l'exoccipital dessinés sans rectification ou reconstitution. Ils appartiennent respectivement aux spécimens x et z.

Source : MNHN, Paris

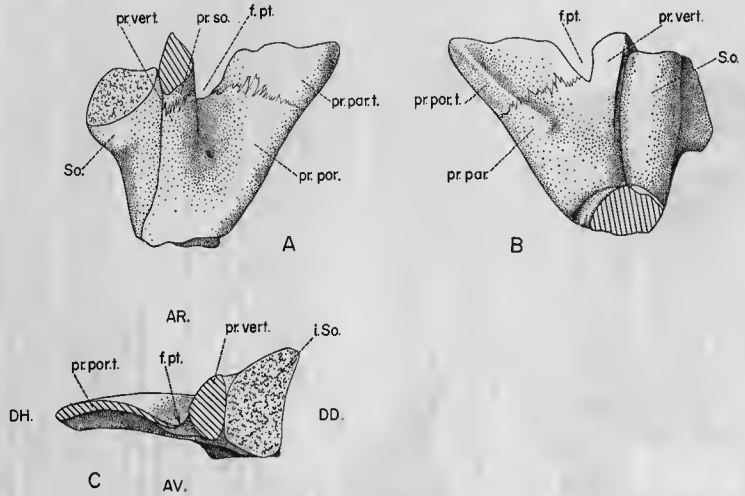


Fig. 12. — *Metoposaurus ouazzoui.*

Partie supérieure du complexe occipital droit du spécimen z.

A. Vue postérieure. — B. Vue antérieure. — C. Vue supérieure.

Ab. — Comme pour la figure 11, avec, en plus : f.pt. : fenêtre post-temporale ; pr.par. : processus parotique de l'exoccipital ; pr.par.t. : processus paroccipital du tabulaire.

Source : MNHN, Paris

Les figures 8, 10 et 26 sont des reconstitutions de cette partie du crâne. On remarquera sur la figure 8, qui est une vue postérieure, les rugosités des bords postérieurs des tabulaires et post-pariétaux sur lesquelles devaient s'insérer des muscles suspenseurs de la ceinture scapulaire ou redresseurs du crâne.

Sur la figure 10 on remarquera la forte inclinaison du complexe dorsal de l'exoccipital sur le plancher crânien. De ce fait, les exoccipitaux, les supraoccipitaux et en avant d'eux les capsules otiques sur lesquelles ils s'appuyaient par l'intermédiaire de l'opisthotique plus ou moins intégré à la capsule, tous ces éléments protégeaient efficacement les deux tiers postérieurs de l'encéphale, dorsalement et latéralement, *a fortiori* si l'on admet que les fenêtres interosseuses étaient pour l'essentiel comblées par des dépendances cartilagineuses des os fossilisés ou par des unités cartilagineuses indépendantes.

II.5.1.4. — *Supraoccipital.*

Le problème du supraoccipital a déjà été abordé p. 60. En vue postérieure on peut rarement individualiser supraoccipital et exoccipital. C'est toutefois possible sur la droite du spécimen z car la suture a joué, le supraoccipital glissant vers l'avant. On peut aussi distinguer la suture sur la droite du spécimen x. Le plus souvent le tracé de la suture n'est matérialisé que par une rainure étroite dans laquelle on ne voit aucun trait de suture net. L'ossification du complexe progresse probablement de l'arrière vers l'avant et le supraoccipital est déjà incorporé à l'exoccipital à l'arrière alors qu'il ne l'est pas en avant. L'ossification tardive du supraoccipital semble corroborée par le fait que les processus lamellosus sont toujours peu saillants voire indiscernables sur les petits ou moyens individus.

Sur toutes les orientations autres que l'antérieure l'accollement des deux unités osseuses est frappant, surtout en vue dorsale (supérieure) où l'on observe la surface d'insertion de la partie cartilagineuse du supraoccipital coalescente à la muraille du processus vertical de l'exoccipital (11 C, 12 A, 12 C ; pl. XIII et XIV A) ou du processus supraoccipital ou post-pariétal, la fontière des deux processus étant difficile à préciser. Ces sutures sont par contre plus nettement visibles sur les plus petits individus, l'ossification y étant probablement moins avancée. On trouve une disposition un peu comparable chez *Eobrachyops townendae* (cf. Watson D. M. S., 1956, p. 350, fig. 13 et 15).

La surface d'insertion de la partie cartilagineuse du supraoccipital a grossièrement une forme en virgule (11 C, 12 C). Elle est constituée par une surface d'os spongieux, friable sous l'outil, comme toutes les inter-surfaces os-cartilage chez les Métoposaures.

En vue antérieure, l'ossification que j'homologue ici au supraoccipital recouvre la partie interne de la face antérieure du processus vertical de l'exoccipital. La face antérieure du supraoccipital s'étend davantage vers le bas qu'en vue postérieure, le raccord avec l'exoccipital se faisant en biseau. Le processus lamellosus est déprimé par rapport au reste de la face antérieure, cerné en bas et latéralement par un décrochage brutal de surface (fig. 11 B et 12 B). Les ligaments ou les fibro-cartilages d'union des deux supraoccipitaux entre eux et des supraoccipitaux avec le toit crânien s'inséraient peut-être dans cette encoche tandis que les cartilages supraoccipitaux sensu stricto comblaient la loge comprise entre la face dorsale des processus lamellosus et le toit crânien (fig. 7, 8).

En vue antérieure toujours et sur le spécimen x, à gauche (fig. 11 B), on peut voir des débris osseux disposés sur la face antérieure du processus vertical et sur la partie externe de la face antérieure du supraoccipital. Il s'agit probablement de lamelles arrachées à l'opisthotique, os qui fait suite au processus et au supraoccipital en avant. Les deux ossifications citées (processus vertical de l'exoccipital et supraoccipital) sont en effet plaquées contre la face postérieure de l'opisthotique (voir plus haut, p. 87 et fig. 26). Le processus parotique a avec l'opisthotique des rapports voisins de ceux que nous venons de décrire brièvement ci-dessus en ce qui concerne le processus vertical de l'exoccipital et le supraoccipital.

II.5.1.5. — *Basioccipital.*

Il est plus aisé de préciser les rapports de cet os avec les os adjacents en s'appuyant sur des séries de coupes anatomiques. On se reportera donc pour son étude à la page 72.

Source : MNHN, Paris

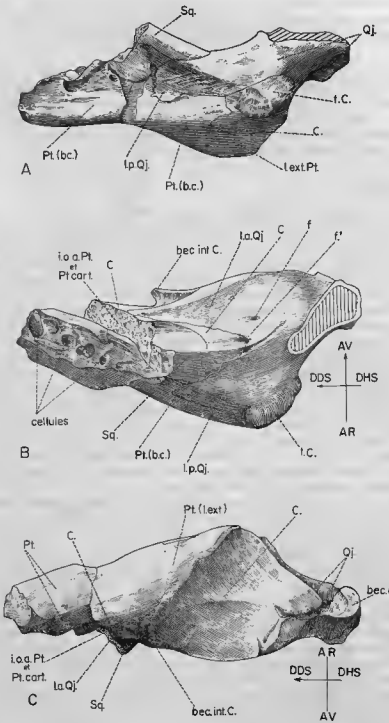


Fig. 13. — *Metoposaurus ouazzoui*. Partie externe droite de la paroi postérieure du crâne intéressant l'articulation crânienne (crânio-mandibulaire). Spécimen x.

A. Vue postérieure. — B. Vue supérieure. — C. Vue inférieure.

Ab. — bec int.C. : bec interne du carré ; bec ext.Qj. : bec externe du quadrato-jugal ; C. : carré ; f., f' : trous nourriciers ; i.o.a.Pt. : insertion de l'ossification antérieure du ptérygoïde ; l.a.Qj. : lamelle antérieure du quadrato-jugal ; l.ext.Pt. : languette externe du ptérygoïde ; l.p.Qj. : lamelle postérieure du quadrato-jugal ; Pt.(b.c.) : branche carrée du ptérygoïde ; Pt.cart. : ptérygoïde cartilagineux ; Sq. : squamosal ; t.C. : tubercule du carré.

Source : MNHN, Paris

II.5.2. — *Extrémité postéro-externe du crâne.*

Les os impliqués sont le quadrato-jugal, le carré, le squamosal et le ptérygoïde.

Le caractère dominant de l'architecture de cette partie du crâne est l'enchâssement du carré au milieu des autres os (fig. 5 et 6). Ses limites précises ne sont discernables que sur des surfaces de section et l'anatomie de cette région ne peut être vraiment comprise que grâce à la technique des coupes sériées.

Je ne décrirai ici que le quadrato-jugal et la partie du squamosal participant à la fenêtre palato-carrée, le carré ayant été décrit ci-dessus (p. 52). Certains rapports structuraux des os de cette partie du crâne seront également précisés, lors de l'étude du complexe ascendant.

II.5.2.1. — *Quadrato-jugal.*

Cet os a structuralement le même rôle dans la partie postéro-externe du crâne que l'exoccipital dans la partie postérieure du crâne. C'est un verrou réunissant squamosal, ptérygoïde et carré. De la même façon l'exoccipital, ou plutôt le complexe occipital, solidarise ptérygoïde, parasphénoïde, toit crânien, opisthotique, fonctionnant comme un intermédiaire mécanique entre l'axe rachidien et le crâne. Dans la partie postéro-externe du crâne, ce qu'il faudrait à vrai dire considérer, c'est l'ensemble cohérent formé par le quadrato-jugal et le carré.

Deux parties peuvent être arbitrairement distinguées dans le quadrato-jugal, ces deux parties étant séparées par un plan horizontal passant par l'angle externe de la fenêtre palato-carrée :

— Une partie dépendant du toit crânien, constituant l'angle postéro-externe du crâne, à l'extérieur de la partie dermique du squamosal.

— Une partie palatine, sous le plan horizontal défini plus haut. Elle encapsule le carré. C'est elle que je décrirai ici.

— Entre ces deux parties on peut admettre qu'existe une zone de transition très courte que j'appellerai le « pilier du quadrato-jugal », pilier qui fait jonction par conséquent entre toit crânien et palais et constitue l'angle externe de la fenêtre palato-carrée (fig. 5 ; pl. XVI F). Le grand axe de la surface de section du pilier fait un angle de 120 à 130 degrés avec la direction générale du ptérygoïde (branche carrée) (cf. fig. 13 B).

++ Partie externe de la moitié palatine du quadrato-jugal. Le quadrato-jugal vient recouvrir en arrière le carré et forme une bordure saillant en bas, à l'arrière de la surface articulaire (fig. 13 C, 14 A).

La partie la plus externe du quadrato-jugal forme un bec saillant vers le bas, vertical, plus ou moins spatuliforme dans sa partie la plus inférieure (bec ext.Qj. : fig. 13 C, 14 A ; pl. XV C/12 à 16).

La paroi antérieure du quadrato-jugal forme de la même façon que la paroi postérieure un bord saillant vers le bas par rapport à la surface articulaire du carré.

++ Partie interne de la moitié palatine du quadrato-jugal. Deux languettes se détachent du pilier externe déjà décrit :

— La languette antérieure. Triangulaire, isocèle à grande base inférieure, inclinée à 45°, elle part de la face antérieure du pilier, se rétrécit progressivement pour se terminer en pointe mousse sur la face antérieure de ce que j'ai appelé le « manche du carré » (cf. p. 52), sous la lamelle fenestrale du squamosal et juste au niveau où venait s'ancrer le cartilage ptérygoïdien antérieur. Par conséquent, cette lamelle recouvre, en avant, la partie non articulaire du carré (le manche) (fig. 6, 13 B et C, 14 B et C, 21).

— La languette postérieure. Plus courte, plus ou moins rectangulaire, elle part du côté interne étroit du pilier (fig. 5, 6, 7). Son plan est presque horizontal et constitue la partie externe du bord inférieur de la fenêtre palato-carrée. Son bord postérieur chapeaute la tubérosité du carré. Le tiers interne de la lamelle masque les rapports de la lamelle descendante du squamosal, du ptérygoïde et du carré à cet endroit (fig. 13 B, 14 C, 15, 21).

Source : MNHN, Paris

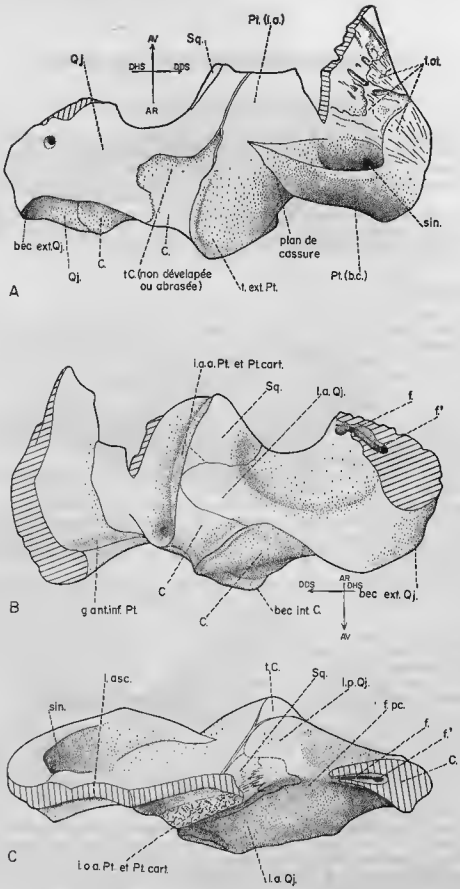


FIG. 14. — *Metoposaurus ouazzoui*. Partie externe gauche de la paroi postérieure du crâne intéressant l'articulation crânienne (crânio-mandibulaire). Spécimen y.

A. Vue postérieure. — B. Vue antérieure. — C. Vue supérieure.

Ab. — Comme pour la figure 13, avec en plus : g.ant.inf.Pt. : gouttière antéro-inférieure du ptérygoïde ; l.asc. : lame ascendante ; l.ot. : lamelle otique ; sin. : sinus ptérygoïdien.

Source : MNHN, Paris

II.5.2.2. — *Squamosal.*

La lame descendante du squamosal envoie vers l'extérieur une lamelle ou processus « fenestral » qui vient chapeauter la face dorsale du manche du carré, dans sa partie interne, formant ainsi le plancher de la partie interne de la fenêtre palato-carrée (fig. 6). Dorsalement, la partie dermique du squamosal (toit crânien) forme la moitié interne du côté supérieur de la facette palato-carrée.

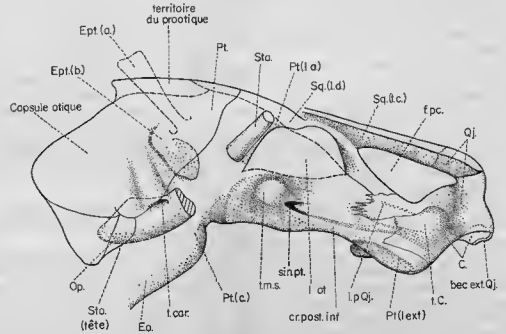


FIG. 15. — *Metoposaurus ouazzoui.* Mise en place des unités anatomiques de l'aile arrière-crânienne et de l'endocrâne droits. Vue de l'arrière et un peu de l'extérieur.

Ab. — bec ext.Qj. : bec externe du quadrato-jugal ; C. : carré ; cr.post.inf. : crête postéro-inférieure du ptérygoïde ; Eo. : exoccipital ; Ept.(a) : processus ascendant de l'épiptérygoïde ; Ept.(b) : processus ou lame basale de l'épiptérygoïde ; f.pc. : fenêtre palato-carrée ; l.ot. : lamelle otique ; l.p.Qj. : lamelle postérieure du quadrato-jugal ; Op. : opisthotique ; Qj. : quadrato-jugal ; Pt. : ptérygoïde ; Pt.(c.) : corps du ptérygoïde ; Pt.(l.a.) : lame ascendante du ptérygoïde ; Pt.(l.ext.) : lamelle externe du ptérygoïde ; sin.pt. : sinus ptérygoïdien ; Sq.(l.d.) : lame descendante du squamosal ; Sq.(t.c.) : squamosal dermique (toit crânien) ; Sta. : stapes. La tête du stapes est postérieure à l'opisthotique, sous-jacente à la capsule otique, en avant du tunnel de la carotide. Ces quatre structures se projettent ici l'une sur l'autre ; t.C. : tubercule du carré ; t.car. : tunnel de la carotide ; t.m.s. : tubérosité médio-sinusale.

II.5.3. — *Complexe ascendant.*

On se rapportera au cours de cette description à la série de planches reproduisant les surfaces de section issues de la série de coupes effectuées dans la paroi postérieure du crâne (pl. LI à LIX). Lorsque des ordres de grandeur seront donnés au cours de cette description ce sera toujours en fonction du crâne qui a été sectionné et dont la longueur est de 60 à 62 cm. L'analyse détaillée des faces de section sera faite plus loin (cf. p. 70).

II.5.3.1. — *Mise en place des unités.*

Schématiquement trois ordres de succession osseuse peuvent être pris en considération (fig. 15, 16, 17).

A) De *bas en haut* peuvent se distinguer :

++ Une tige osseuse basale qui est la branche carrée du ptérygoïde.

++ Une région moyenne, très vacuolaire tout au long du complexe et évidée sur deux centimètres de longueur (suivant l'axe horizontal du complexe) par ce que j'appelle « sinus ptérygoïdien »

Source : MNHN, Paris

sans préjuger pour autant du rôle physiologique de cette cavité qui, précisons-le, communique avec l'extérieur.

Cette région appartient exclusivement au ptérygoïde et comprend d'avant en arrière deux unités principales : l'ossification antérieure, inconstante, et la lamelle ascendante.

++ Une région supérieure, constituée d'avant en arrière par :

— L'ossification antérieure inconstante du ptérygoïde.

— La lame descendante du squamosal et la lame ascendante de la branche carrée du ptérygoïde.

— Ce que j'appelle la lamelle otique de la branche carrée du ptérygoïde, paroi postérieure de la fenêtre de l'adducteur de la mandibule c'est-à-dire la paroi crânienne postérieure.

Certaines descriptions de l'arrière-crâne des Métoposauridés (par exemple Watson, J. A., 1941 : p. 90) avaient décrit deux lames ascendantes, l'une antérieure l'autre postérieure, participant toutes deux à la suture ptérygoïdo-squamosale. Et en effet les deux premières formations du complexe mural postérieur, surtout lorsque l'on pratique la dissection osseuse lors de la préparation ou sur spécimens plus ou moins disloqués paraissent réellement constituer avec le squamosal une schyndylèse, c'est-à-dire l'engrènement d'une formation osseuse dans une gouttière ou rainure limitée par deux processus appartenant à un même os, tel chez l'homme, par exemple, les ailes latérales du vomer enclavant la crête sphénoïdale ventrale. Je dirai plus loin quelles sont les restrictions que j'apporte à cette façon de voir mais l'essentiel à considérer est qu'en fait, seule s'articule avec la lame descendante du squamosal la lame ascendante du ptérygoïde (fig. 16, 17 ; pl. LIV, LVI).

B) Avant de suivre *du dehors vers le dedans* le devenir des trois formations définies plus haut, voyons d'abord quelle est la superposition des unités osseuses au niveau du massif articulaire crânien externe (partie crânienne de l'articulation crânio-mandibulaire).

Si nous nous référons dès maintenant à la série de coupes effectuées dans cette partie du crâne (pl. LIII, LIV, LVI), nous constatons que dès la coupe 26 (pl. LIII) c'est-à-dire dans la partie la plus interne de l'articulation crânio-mandibulaire, l'ossification antérieure du Ptérygoïde apparait nettement entre la lame ascendante du ptérygoïde en arrière et le massif carré en avant, lui-même recouvert en avant par la lamelle antérieure du quadrato-jugal. Dès la coupe 30 le carré n'est plus qu'à l'état vestigial tandis que l'ossification antérieure du ptérygoïde prend de l'importance (pl. LIII). C'est à peu près à ce niveau que l'on peut observer sur les deux préparations X ou Y la surface d'ancrage du cartilage ptérygoïde sur le carré (fig. 5, 6, 13 B, 14 C, 21).

Cette surface rectangulaire disposée dans un plan sensiblement antéro-postérieur ressemble à une cassure tant elle parait sectionner perpendiculairement à sa direction le « manche du carré » (cf. fig. 6).

— *Formation antérieure.* Du dehors vers le dedans l'ossification antérieure du ptérygoïde se développe, plaquée sur la face antérieure de la lame ascendante et la partie inférieure de la lame descendante du squamosal. Lorsqu'elle est bien développée l'ossification masque par conséquent la suture des deux formations citées.

La coupe 42 (pl. LVI) montre qu'à ce niveau l'ossification monte très haut, son bord supérieur n'étant qu'à environ un demi-centimètre du toit crânien. Puis, la lame ascendante elle-même disparaissant, l'ossification antérieure devient plus épaisse et moins vacuolaire (cf. coupe 46, pl. LVII).

Diminuant progressivement de hauteur en avant du tunnel carotidien et de la capsule otique, elle fera peu à peu transition à l'épiptérygoïde, d'abord recouverte en avant par l'assise d'os enchondral de la plaque basale de l'épiptérygoïde (coupe 58, pl. LVIII) puis faisant transition au processus otique (coupe 60, pl. LIX) sans qu'une suture puisse être très nettement localisée.

— *Formation moyenne.* Dans sa partie la plus externe la branche carrée du ptérygoïde envoie une lamelle qui recouvre postérieurement le massif articulaire du carré (cf. pp. 52, 54, fig. 5, 6, 7, 13 A, 14 A, 15 et pl. LIII/22). Le ptérygoïde figure dès la coupe 13 (pl. LI). Dès la coupe 20 (pl. LII) le squamosal apparait, coiffant le massif carré. Sa suture avec le ptérygoïde commence à se voir sur la coupe 21 (pl. LII). Nous sommes alors au niveau de la fenêtre palato-carrée dont le squamosal constitue le plancher. La paroi formée par les deux os va en augmentant de hauteur vers le dedans.

La suture des deux os est d'abord transversale puis, médialement à la fenêtre palato-carrée le rapport des deux os se fait en biseau (fig. 16 et 17).

Source : MNHN, Paris

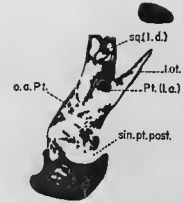


Fig. 16. — *Metoposaurus ouazzoui*. Coupe transversale n° 35 du complexe ascendant (cf. aussi pl. LIV). Les cavités de l'os sont en clair.

Ab. — l.ot. : lamelle otique ; o.a.Pt. : ossification antérieure du ptérygoïde ; Pt.(l.a.) : lame ascendante du ptérygoïde ; sin.pt.post. : sinus ptérygoïdien postérieur ; Sq.(l.d.) : lame descendante du squamosal.

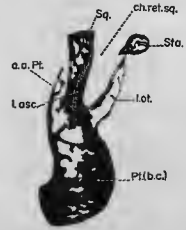


Fig. 17. — *Metoposaurus ouazzoui*. Coupe transversale n° 40 du complexe ascendant (cf. aussi pl. LVI). Les cavités de l'os sont en clair.

Ab. — Comme pour la figure 16 avec, en plus : ch.ret.sq. : chambre rétro-squamosale ; Pt.(b.c.) : branche carrée du ptérygoïde ; Sta. : stapes.

Dès la coupe 44 (pl. LVII), qui est un peu externe par rapport au fond de l'échancrure otique palatine, la lame ascendante du ptérygoïde n'a plus de contact avec la lame descendante du squamosal qui se trouve alors suspendue, constituant la partie supérieure de la face postérieure de la paroi crânienne à ce niveau. La partie inférieure de la face postérieure de cette paroi est alors constituée par la partie la plus interne de la branche carrée du ptérygoïde et ce qui reste de sa partie ascendante (coupe 45, pl. LVII, par exemple). En réalité il existe une nouvelle lamelle ascendante, de facto, qui est l'ossification antérieure du ptérygoïde maintenant directement branchée en prolongation supérieure de la branche carrée du ptérygoïde. On concevra donc qu'une telle succession de structures ne puisse être appréhendée que par la technique des coupes sériées.

On peut suivre de cette façon la lame descendante du squamosal jusqu'à la coupe 55 (pl. LVIII) où elle est en relation, postérieurement, avec la face dorsale de la capsule otique.

Le squamosal disparaît après la coupe 58 (pl. LVIII).

— *Formation postérieure.* C'est ce que j'ai appellé plus haut (cf. p. 68) lamelle otique du ptérygoïde. C'est une formation transitoire qui apparaît dès la coupe 25 (pl. LIII) pour n'être plus visible à partir de la coupe 43 (pl. LVII). C'est une dépendance de la face postérieure du ptérygoïde qui n'a de suture avec aucune formation osseuse.

Source : MNHN, Paris

II.5.3.2. — *Analyse des faces de sections.*

Étant donné la grande dimension des spécimens à ma disposition pour cette étude anatomique, je n'avais d'abord pas envisagé de procéder à l'étude de cette partie du crâne par sections sériées. Je pensais que la préparation soigneuse du matériel suivie de son observation externe suffiraient pour mettre en évidence les différentes structures et qu'éventuellement des cassures naturelles ou provoquées des échantillons étudiés permettraient de résoudre les difficultés rencontrées.

En fait, la complexité des structures est apparue plus grande que prévue. Par ailleurs le nettoyage et le décroûtage des faces de cassures du complexe ascendant faisait apparaître des cavités inattendues dans la lamelle ascendante. De la même façon l'individualité de la lamelle otique se montra plus poussée que ne le laissait supposer les descriptions antérieures des Stéréospondyles, cette lamelle se présentant à la dissection curieusement réduite à deux minces lames osseuses séparées par un épais remplissage de gangue.

Ces difficultés de compréhension jointes à d'autres m'amenèrent à tenter une étude par sections sériées. Pour ce faire j'ai prélevé sur un crâne de grandes dimensions et en bon état de conservation la presque totalité de la moitié gauche de l'arrière-crâne, toit crânien excepté, arrière de la mandibule compris (pl. LI A et B). Cet ensemble a été inclus dans un cube de plâtre puis sectionné, le trait de scie ayant environ 2 mm et chaque lame 3 mm d'épaisseur. Par conséquent nous avons obtenu deux lames par centimètres (et donc quatre faces de section). Les faces de section impaires étaient évidemment inversement orientées des faces de sections paires. Aussi ai-je fait inverser lors du tirage photographique les faces de section paires de façon à présenter un ensemble homogène d'examen plus aisé.

Je reprendrai ci-après, plus systématiquement que je n'ai pu le faire plus haut, l'analyse de la série de coupes (pl. LI à LIX).

Les faces de section 1 à 6 n'intéressent que la partie postérieure de la mandibule gauche incorporée dans le bloc de plâtre avec le fragment crânien. Nous n'abordons le crâne proprement dit qu'à partir de la coupe 7, par l'extérieur.

— *De la face de section 9 à la face de section 13.* La tubérosité du carré est nettement reconnaissable sur le côté postérieure de la section. En ce qui concerne le quadrato-jugal les différentes coupes passent par la section horizontale du pilier (le toit crânien n'étant pas représenté dans le spécimen d'inclusion).

— *Face de section 13.* Elle montre la coupe de la languette externe du ptérygoïde dont le rebord inférieur est saillant sous le niveau de la surface articulaire du carré, constituant une insertion possible pour le cartilage articulaire et l'attache des ligaments capsulaires. Le quadrato-jugal forme sur cette coupe le plancher de la fenêtre palato-carrée.

— *Face de section 14.* Elle passe par la partie la plus interne du tubercule du carré. Le quadrato-jugal enchappe la masse articulaire du carré au-dessus et en avant.

En ce qui concerne la mandibule nous avons pu voir le développement progressif de l'articulaire dans sa loge depuis la face de section 7. Nous sommes ici à l'arrière de la mandibule et pas encore au niveau de la surface articulaire elle-même. Les largeurs observées sur les faces de sections sont peu fiables par rapport aux largeurs réelles car le plan de section est très incliné par rapport à l'axe de la mandibule. On peut remarquer la grande vacuolisation de la spongiosa du sus-angulaire sur ces coupes.

— *Face de section 14.* Le quadrato-jugal se partage en une languette antérieure et une languette postérieure. Le carré apparaît en fenêtre entre les deux languettes.

— *Face de section 18.* La languette postérieure du quadrato-jugal, plus courte que l'antérieure, disparaît entre les faces de section 17 et 18. Le plancher de la fenêtre palato-carrée est ici constitué par le manche du carré.

— *Face de section 19.* Sur cette face de section apparaît le processus externe de la lame descendante du squamosal (« lamelle fenestrale »). Ce processus coiffe ici le manche du carré et constitue le plancher de la fenêtre palato-carrée. Il n'a pas encore de relation avec le ptérygoïde et le carré apparaît en fenêtre entre les deux os.

— *Face de section 21.* Le squamosal est désormais en relation avec le ptérygoïde. Il constitue toujours le plancher de la fenêtre palato-carrée. La languette antérieure du quadrato-jugal décroît

Source : MNHN, Paris

de hauteur. Nous sommes dans la partie la plus interne de l'articulation crânio-mandibulaire. Sur le ptérygoïde s'est individualisé la crête « postero-inférieure » qui formera ultérieurement (cf. commentaire de la face de section 31) la lèvre inférieure de l'orifice sinusal (fig. 15, pl. XV C et XVI F).

Au niveau du carré nous sommes toujours sur le territoire de l'articulation car la languette antérieure du quadrato-jugal est saillante vers le bas par rapport à la surface inférieure du carré.

Au niveau de la mandibule l'extension du bouchon articulaire tend à se réduire en bas.

On note un retard des plans antérieurs de l'articulation crânienne (lamelle antérieure du quadrato-jugal par exemple) par rapport aux plans postérieurs (complexe ptérygoïdo-squamosal). Ce retard est dû à une obliquité regrettable du plan de coupe par rapport au plan moyen du complexe ascendant et consécutivement à la faible inclinaison de ce plan de coupe par rapport au grand axe du massif articulaire crânien (articulation crânio-mandibulaire).

— *Face de section 24.* Nous quittons ici le plan de l'articulation mandibulaire pour aborder le domaine du « manche du carré ». Le complexe ascendant ptérygoïdo-squamosal s'accroît rapidement en hauteur.

— *Face de section 25.* Deux structures dépendant du ptérygoïde apparaissent ici :

— La première, antérieure, est l'ossification antérieure du ptérygoïde, formation qui prend peu à peu le relais du « manche du carré », et étaie en avant la lame ascendante du ptérygoïde.

— La seconde est postérieure. Elle est détériorée sur cette face de section. C'est la lamelle otique.

— *Face de section 26.* Parallélement à l'apparition de ces deux structures se manifeste une tendance à la vacuolisation de tout le complexe ptérygoïdo-squamosal (y compris les deux structures qui viennent d'apparaître).

— *Faces de section 27 à 30.* Avec l'apparition de la lamelle otique, la suture ptérygoïdo-squamosale tend à se faire de plus en plus en biseau, le squamosal constituant le compartiment antérieur du biseau.

Le carré n'est plus que vestigial sur la coupe 30. L'articulaire l'était également sur la coupe 29.

Sur la face antérieure de la lame descendante du squamosal se distingue sur les coupes 25 à 30 ce que j'appellerai l'arc-boutant du squamosal, bien visible en plan sur le spécimen x (fig. 21 ; pl. XIV A). C'est une formation osseuse plaquée sur la face antérieure de la lame descendante, sous la partie dermique du squamosal et jouant le rôle de console, renforçant ainsi le soutien de la partie dermique du squamosal par la lame descendante. En coupe, cet arc-boutant figure sous forme d'une crête qui tend à remonter en direction du toit crânien au fur et à mesure que les sections progressent vers l'intérieur.

Sur ces coupes, on reconnaît aussi dans la gangue une zone cernée par un liseré de consistance différente de celle du reste de la gangue et qui correspond probablement à la partie cartilagineuse du carré (loge cart. : pl. LIII/27), cartilage qui venait mourir en biseau sur la face antérieure du ptérygoïde et du squamosal, vers le dedans et qui prolongeait le manche du carré.

— *Face de section 31.* Deux observations principales peuvent être faite sur cette section :

+ D'une part la vacuolisation du complexe ascendant se développe (je n'y implique pas la branche carrée du ptérygoïde sensu stricto). Elle intéresse également l'ossification antérieure et la lamelle otique.

+ D'autre part on voit apparaître l'ouverture de ce que j'appelle le « sinus ptérygoïdien ». La lèvre inférieure de cette boutonnière est constituée par la crête ptérygoïdienne postéro-inférieure. La chambre sinusale sépare en fait, à ce niveau au moins, la branche carrée du ptérygoïde et le complexe ascendant.

— *Face de section 32 à 39.* Jusqu'à la face de section 34 l'ossification antérieure du ptérygoïde paraît plaquée contre le ptérygoïde et sans liaison osseuse avec lui. A partir de la face de section 34 son insertion osseuse sur la branche carrée devient nette (fig. 16, 17) et un peu au-dessus de cette insertion elle participe au réseau osseux trabéculaire de la partie moyenne de la paroi. Encore plus haut elle est toujours plaquée contre la face antérieure du squamosal, masque la suture ptérygoïdo-squamosale sans être intéressée par elle. Ceci peut-être aisément constaté, sur la coupe 39 par exemple.

La section de la tige du stapes apparaît dès la face de section 33. Elle n'est évidemment pas représentative de la largeur réelle de la tige du stapes car le plan de coupe tranche ici très obliquement cette tige... La succession des coupes montre que le stapes se rapproche progressivement de la lamelle otique.

Source : MNHN, Paris

La vacuolisation du complexe ascendant est très prononcée sur toutes ces coupes. La lamelle otique en particulier s'en trouve presque complètement évidée, réduite à deux corticales et quelques travées transversales. Le squamosal lui-même est creusé de petites cavités (cf. coupes 37 ou 38 par exemple).

On peut remarquer que les différentes ossifications occipitales figurent sur ces coupes. Sur la face de section 33 (pl. LV) la face dorsale de l'exoccipital commence à se surélever en arrière de l'orifice de sortie du nerf X. On retrouve la trace du passage de ce nerf en tunnel cette fois, quelques millimètres sous la surface de l'os, sur la coupe suivante (face de section 35), sous la base du processus vertical.

La corticale supérieure de l'os est rompue sur la face de section 36 : c'est la cassure des processus verticaux et parotiques, lors du prélèvement de la pièce à inclure dans le plâtre, qui est ici visible.

Dans la partie postérieure de l'exoccipital on remarque une zone triangulaire à sommet antérieur d'os très spongieux, fait de fines tabécules. Le bord interne de ce triangle osseux correspond à ce que j'appelle la « zone d'insertion du basi-occipital cartilagineux » (i.Bo. : pl. LV/36).

Sur les coupes suivantes, 37 à 44, cette zone, d'abord triangulaire et mal différenciée de l'exoccipital péri-incombant, va sembler pénétrer plus profondément l'exoccipital (ce qui est principalement dû à l'incidence de la coupe), s'ovaliser mais surtout s'individualiser beaucoup plus nettement de l'exoccipital qui l'entoure au fur et à mesure que les coupes progressent vers l'avant et le dedans. L'os inclus s'entoure par exemple sur la face de section 44 (pl. LVII) d'une véritable corticale. J'attribue cette formation au basi-occipital, dont on peut ainsi voir le monde d'incorporation à l'exoccipital. Cette incorporation est plus précoce en arrière qu'en avant, ce qui peut être en rapport avec une participation du basicoccipital à l'articulation crânio-rachidienne et aux surcharges mécaniques que cette participation sous-entend.

De la même façon peut se contrôler à partir de la coupe 37 (pl. LV) l'individualisation croissant vers l'avant du supraoccipital (j'ai eu l'occasion de préciser p. 63 que la suture était mal visible, surtout en arrière et en bas). Les coupes 36 et 37 (pl. LV) sectionnent les processus occipitaux ascendants dans leur partie postéro-inférieure. On distingue un début d'individualisation du massif supraoccipital. Il est beaucoup plus net sur les faces de sections 38 et 39 où il est bordé d'une corticale bien différenciée. La face de section 40 (pl. LVI) sectionne ce qui reste des processus ascendants dans leur partie antérieure et l'on voit l'extrémité antérieure du supra-occipital sous forme d'une écaille appliquée sur le bord postéro-interne du processus vertical de l'exoccipital.

Face de section 40. Les différentes formations osseuses impliquées se distinguent aisément. On remarquera la grande dimension des cellules osseuses dans la base de la lamelle ascendante du ptérygoïde, dans l'ossification antérieure et dans la lamelle otique. Il paraît probable que le cartilage palato-carré se logeait dans la gouttière antéro-inférieure de la branche carrée du ptérygoïde.

Faces de section 41 et 42. Deux observations intéressantes sont à faire sur ces coupes.

— Le contact se réalise entre la lamelle otique du ptérygoïde et la tige du stapes.

— Au fur et à mesure que les coupes sont plus médiales, l'ossification antérieure du ptérygoïde monte plus haut sur la face antérieure de la lame descendante du squamosal. Par ailleurs, fait remarquable, sur la face de section 42 l'ossification antérieure est creusée de grandes cellules. Elle est également séparée de la lame descendante du squamosal par ces cellules ou un espace non ossifié. Une fois de plus on remarque qu'il n'y a aucun contact anatomique entre l'ossification antérieure et le squamosal. On est tenté de penser, en voyant la coupe 40, que ce contact existait par le biais d'un remplissage de cartilage.

On peut remarquer également que l'évidement des formations par les cellules est très poussé au niveau du contact de la lamelle otique avec la tige du stapes. J'étudierai plus en détail, ultérieurement, cette disposition (cf. pp. 78 et suivantes).

Face de section 43. La lamelle otique disparaît brutalement, ce qui s'explique puisque son bord interne est vertical. Le bord supérieur de l'ossification antérieure du ptérygoïde atteint le niveau du bord supérieur de la lame descendante du squamosal, c'est-à-dire le toit crânien.

Faces de section 44 et 45. La lame ascendante sensu stricto du ptérygoïde disparaît à son tour. La lame descendante du squamosal est de ce fait suspendue, sans contact avec le ptérygoïde en bas, puisque l'ossification antérieure lui est seulement accolée.

Source : MNHN, Paris

Au niveau de la coupe 45 nous atteignons le fond de l'échancrure otique palatine. La suture exoccipital-ptérygoïde est désormais bien visible.

Faces de section 46 et 47. Nous sommes désormais au niveau du corps du ptérygoïde que l'on voit se développer à gauche de la coupe.

Faces de section 48 à 50. Sur la face de section 48 on reconnait encore la suture du ptérygoïde et de l'exoccipital, ainsi que celle du parasphénoïde et de l'exoccipital.

Le stapes s'élargit considérablement, ce qui est principalement dû à un changement d'inclinaison du plan de coupe par rapport au stapes ; de plus, la coupe intéresse maintenant la tête du stapes

Faces de section 51 à 53. Le tunnel de la carotide interne se constitue peu à peu. Nous l'abordons latéralement. Or sa muraille postérieure se projette davantage à l'extérieur que sa muraille antérieure. Elle fait suite en avant à la crête sous-otique. Cette dernière est constituée : en arrière par l'exoccipital (coupe 46, pl. LVII, par exemple), en avant par le ptérygoïde (coupe 53, pl. LVIII, par exemple). C'est donc elle qui apparait d'abord sur les coupes. Säve-Söderbergh (1936, pp. 18 et 19) décrit le tunnel de la carotide comme un évidement de la crête parafenestrale, cette dernière étant constituée par

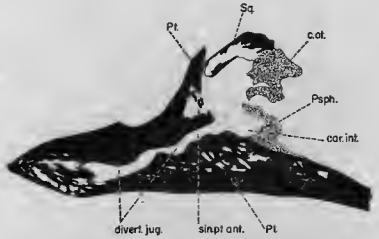


Fig. 18. — *Metoposaurus ouazzoui.* Coupe oblique du plancher endocrânien.
(Face de section nº 55 = cf. aussi pl. LVIII).

Ab. — car.int. : passage de la carotide interne ; c.ot. : vestiges de la capsule otique ; divert.jug. : diverticule supposé conduire une collatérale de la jugulaire interne ou un sinus veineux crânien ; Pt. : ptérygoïde ; Psph. : parasphénoïde ; sin.pt.ant. : sinus osseux ptérygoïdien antérieur ; Sq. : squamosal.

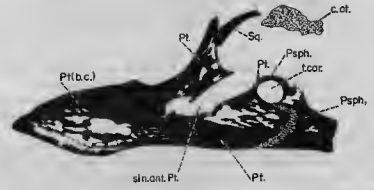


Fig. 19. — *Metoposaurus ouazzoui.* Coupe oblique nº 56 de l'arrière-crâne. (Voir aussi pl. LVIII).
Les cavités de l'os sont en clair.

Ab. — c.ot. : capsule otique ; Psph. : parasphénoïde ; Pt. : ptérygoïde ; Pt.(b.c.) : branche carrée du ptérygoïde ; sin.ant.Pt. : sinus osseux antérieur du ptérygoïde ; Sq. : squamosal ; t.car. : tunnel de la carotide.

Source : MNHN, Paris

la rencontre du ptérygoïde et du parasphénoïde. Il semble bien en effet que le plancher du tunnel soit principalement constitué par le ptérygoïde, dans sa partie externe au moins, (voir face de section 57, (pl. LVIII), la majeure partie de son toit étant constituée par le parasphénoïde (fig. 18, 19 et 20).

Le stapes est ici représenté par les sections obliques de sa tête. Il paraît donc beaucoup plus large qu'il ne l'est en réalité. Au-dessus de lui les coupes intéressent des fragments de la capsule otique. Cette dernière, en ce qui concerne au moins le présent crâne, n'a pas dû résister à la fossilisation ou bien s'est détachée avant fossilisation.

On voit sur ces coupes l'insertion de la lame descendante du squamosal, évidée par des cellules, sous le toit crânien.

Faces de section 53 à 58 (fig. 18, 19 ; pl. LVIII). Le rôle de soutien que le squamosal a vis-à-vis de la capsule otique est ici évident, et plus particulièrement sur les coupes 55 à 58. Je rappelle que le toit crânien a été réséqué et n'existe plus ici que sous forme d'esquilles vestigiales. On mesure tout le caractère lacunaire de l'ossification de la capsule otique, son manque de liaison osseuse avec la boîte crânienne. Hormis sa liaison avec le squamosal, tous les autres contacts que la capsule otique peut avoir avec le crâne sont ténus, cartilagineux ou fibreux. C'est un massif osseux suspendu et l'on comprend à quel point sa fossilisation dut être aléatoire. Dès la coupe 56 le tunnel carotidien est fermé (pl. LVIII, fig. 19). Mais sans doute l'intérêt principal des faces de section 55 et 56 est-il de montrer en coupe longitudinale un canal osseux débouchant en avant du tunnel carotidien, s'enfonçant vers le bas, l'extérieur et l'avant dans la masse du corps du ptérygoïde. On remarque que ce canal occupe à peu de chose près la situation d'un « recessus conoïdeus » vestigial ; mais cependant, comme on peut le constater sur la coupe 56, son plancher est constitué par une corticale appartenant au ptérygoïde et non au parasphénoïde, ce qui est d'ailleurs en accord avec ce que j'ai pu dire du tunnel carotidien. La suture ptérygoïde-parasphénoïde est davantage médiale. Le tunnel est un peu externe et postérieur par rapport au processus ascendant de l'épiptérygoïde. J'avais primitivement étudié en plan ce tunnel, sur os cassé (fig. 20). Sur les coupes 54, 55, 56 (pl. LVIII) ont constate qu'il aboutit à un réseau de cellules, cellules qui évident profondément le corps du ptérygoïde. Sur la face de section 54 on observe une coupe tangentielle d'un coude de ce tunnel. On retrouve un diverticule semblable sur la face de section 56.

Si nous nous reportons maintenant aux coupes 57 et 58 (pl. LVIII) nous avons un schéma où existe sous l'ossification antérieure du ptérygoïde une cavité antrale sur laquelle s'ouvre le canal. Ce schéma rappelle celui de Pfannenstiel (1932, fig. 1 et 2, citée par Säve-Söderbergh). Pfannenstiel avait logé dans cet antre des organes vestibulaires et s'était attiré de ce fait les foudres de Säve-Söderbergh (1936, pp. 135 et 136).

Cette cavité occupe la place de l'ex « recessus conoïdeus » comme si ce dernier était demeuré en place et l'articulation s'était déplacée vers le bas et médialement.

L'interprétation de ces coupes est difficile en ce qui concerne les relations de l'ossification antérieure du ptérygoïde et de l'épiptérygoïde. Il semblerait, d'après la partie droite du spécimen x, et non des coupes, que le socle basal de l'épiptérygoïde, dans sa partie externe, vienne coiffer en tente l'extrémité interne de l'ossification antérieure (fig. 22 et 25 A et B). C'est ce qui semble ressortir aussi, moins nettement cependant, de l'examen des coupes 54 à 58 (pl. LVIII). En tout état de cause il faudrait, pour en être sûr, pratiquer une ou plusieurs autres séries de coupes transversales dans le complexe ascendant. Parallèlement il semble qu'apparaisse le prootique (pl. LVIII/58).

Sur la face de section 58 commence à apparaître le socle de l'épiptérygoïde, fait d'os très vacuolaire, d'aspect enchondral ; apparaîtrait aussi le prootique, encore plus difficile à situer en coupe que le passage ossification antérieure du ptérygoïde-épiptérygoïde.

Faces de section 59 à 62. En ce qui concerne la cavité dont j'ai précédemment parlé, le schéma est ici à peu près le même que celui repris par Säve-Söderbergh et provenant de Pfannenstiel ; l'épiptérygoïde se développe et surplombe un « cavum epiptericum » qui, nous l'avons vu, n'est que la chambre d'entrée du tunnel ptérygoïdien.

Ces coupes montrent le développement de l'ossification épiptérygoïdienne, l'épiptérygoïde étant également une ossification du complexe ptérygoïdien ; mais alors que l'ossification antérieure demeurait ancrée par sa base sur le corps du ptérygoïde, l'épiptérygoïde flotte sur le même os. La solution

Source : MNHN, Paris

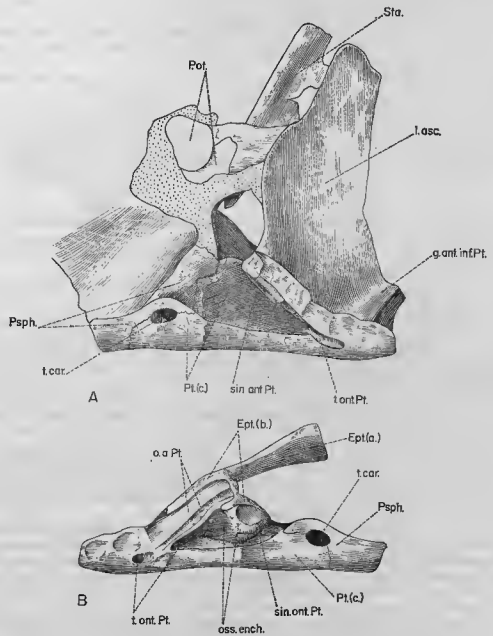


Fig. 20. — *Metoposaurus ouazzoui*. Coupe oblique de l'endocrâne passant par le cavum epipterieum. Spécimen y.

Les arrière-plans ont été dessinés d'après la pièce anatomique.

A. Face de section postérieure de la coupe. — B. Face de section antérieure de la coupe.

Ab. — Comme pour les figures 18 et 19, avec en plus : Ept.(a) : processus ascendant de l'épiptérygoïde ; Ept.(b) : processus ou lame basale de l'épiptérygoïde ; g.ant.inf.Pt. : gouttière antéro-inférieure du ptérygoïde ; l.asc. : lame ascendante ; o.a.Pt. : ossification antérieure du ptérygoïde ; Pt.(c.) : corps du ptérygoïde ; oss. ench. : ossifications enchondrales ; P.ot. : prootique ; Sta. : stapes ; t.ant.Pt. : tunnel antérieur du ptérygoïde. Fig. 18, je l'ai appelé également divert. jug.

Source : MNHN, Paris

de continuité était un socle cartilagineux. L'épiptérygoïde est cependant relié, certes de façon ténue, à l'ossification antérieure (cf. coupes 60, 61, 62, pl. LIX).

Sur la coupe 62 le complexe ptérygoïdien n'est plus représenté que par l'épiptérygoïde, avec en particulier, du côté postéro-interne, la base du processus ascendant, lait d'os compact.

Nous sommes désormais en plein corps du ptérygoïde. On discerne parfaitement la suture ptérygoïde-parasphénoïde, le tunnel carotidien, des restes de la capsules otique. Le corps du ptérygoïde est encore évidé par de grosses cellules.

Faces de section 63 à 66. Nous voyons se développer le processus ascendant de l'épiptérygoïde, le socle basal flottant au-dessus du corps du ptérygoïde.

Sur la coupe 66 le tunnel carotidien s'ouvre antérieurement et médialement.

Faces de section 67 et 68. Le plan de coupe quitte le palais postérieur pour aborder la lenêtre palatine (interptérygoïdienne). Le plan de coupe laisant approximativement 45° avec le plan sagittal du crâne, il intéresse encore l'extrémité interne des processus ascendants de l'épiptérygoïde.

11.5.3.3. — *Description récapitulative, formation par formation.*

Dans la mesure du possible je procéderai de l'avant vers l'arrière, et de l'extérieur vers l'intérieur.

A) *Cartilage palato-carré.* Ossifié à l'extérieur (c'est l'os carré) il s'insérait sur cette ossification au niveau de la surface que j'ai appelée zone d'insertion du cartilage palato-carré (fig. 5, 6, 13 B, 14 C, 21 ; pl. X, XIV A, LIII/29).

Une reconstitution de ce que pouvait être ce carilage existe par exemple chez Bystrov et Elremov (1940, p. 49, fig. 34).

Le socle basal de l'épiptérygoïde était scellé au corps du ptérygoïde par cette nappe cartilagineuse. Verticalement le cartilage palato-carré montait probablement jusqu'au toit crânien, s'insinuant peut-être entre l'ossification antérieure du ptérygoïde et la lame descendante du squamosal. Dire jusqu'à quel point il interpénétrait le complexe vertical est difficile. Il conviendrait de procéder à une étude histologique des travées osseuses du ptérygoïde.

B) *Ossification antérieure du ptérygoïde* (cf. fig. 21, pl. LVII, LVIII). Nous avons pu suivre le développement de cette annexe antérieure du complexe ptérygoïdien tout au long de la série de coupes. D'abord masquée en avant par le manche du carré à un endroit où elle n'a pas de relations claires avec la branche carrée du ptérygoïde, elle se développe peu à peu vers l'intérieur, prenant davantage d'importance au lur et à mesure que se réduit la lame ascendante du ptérygoïde. Comme cette dernière elle s'insère sur la branche carrée du ptérygoïde, au moins dans sa plus grande partie, envoyant un processus flottant vers l'extérieur, derrière le manche du carré, envoyant un autre processus vers l'intérieur, plus court celui-là et passant rapidement à l'épiptérygoïde.

Autant que l'observation a permis d'en juger cette ossification antérieure est d'extension verticale très variable selon les individus et selon le stade de croissance, masquant la suture squamosoptérygoïdienne en vue antérieure sur les individus les plus âgés, la découvrant chez les individus petits (spécimen y par exemple : fig. 24, pl. X). Lorsqu'elle est complètement développée (cas du spécimen sectionné) elle va jusqu'à atteindre le toit crânien (cf. coupes 49 et 50 par exemple, pl. LVII). On observe les mêmes variations d'extension, ou presque, vers l'extérieur et l'intérieur.

C) *Lame ascendante du ptérygoïde et lame descendante du squamosal.* Ce sont des ossifications constantes, au contraire des précédentes. Elles constituent la muraille postérieure du crâne, au niveau de la losse de l'adducteur. Elles se raccordent en biseaux, le biseau antérieur étant le squamosal, le biseau postérieur étant le ptérygoïde. Par conséquent, en vue antérieure la suture apparaîtra relativement basse lorsqu'elle ne sera pas masquée par l'ossification antérieure du ptérygoïde ; la suture postérieure sera relativement haute lorsqu'elle ne sera pas masquée par la lamelle otique.

Ces deux formations osseuse sont évidées par des cellules qui communiquent entre elles (fig. 13 B, pl. XII, LIII, LIV, LVI, LVII).

La lame ascendante du ptérygoïde est également évidée par ce que j'appelle le sinus ptérygoïdien, sans préjuger de son origine, sa signification, son rôle lonctionnel s'il en existe un. C'est une chambre lenticulaire qui s'étend sur quelques centimètres entre la base de la lame ascendante et la branche

Source : MNHN, Paris

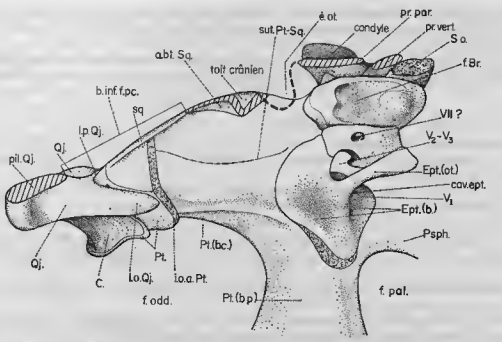


FIG. 21. — *Metoposaurus ouaznoti*. Mise en place des unités arrière-crâniennes et de l'endocrâne droits en vue antérieure.

Le toit crânien a été réséqué, si l'on excepte un fragment du squamosal.

Ab. — b.inf.f.pc. : bord inférieur de la fenêtre palato-carrée ; C. : carré ; cav.ept. : cavum epiptericum ; é.ot. : échancrure otique ; Ept.(b.) : lame basale de l'épiptérygoïde ; f.add. : fenêtre de l'adducteur ; f.Br. : fosse de Bridge ; f.pal. : fenêtre palatine ; l.o.a.Pt. : insertion de l'ossification antérieure du ptérygoïde ; l.a.Qj. : lame antérieure du quadrato-jugal ; l.p.Qj. : lame postérieure du quadrato-jugal ; pil.Sq. : pilier du squamosal ; pr.par. : processus parotique de l'exoccipital ; pr.vert. : processus vertical de l'exoccipital ; Pt. : ptérygoïde ; Pt.(b.c.) : branche carrée du ptérygoïde ; Pt.(b.p.) : branche palatine du ptérygoïde ; Qj. : quadrato-jugal ; S.o. : supra occipital ; Sq. : squamosal ; Sut.Pt.Sq. : suture ptérygoïde-squamosale ; V_1, V_2-V_3 et VII : sortie des nerfs correspondants.

carrée du ptérygoïde elle-même, n'occupant pas toute la largeur de la lame et s'ouvrant par un pertuis en boutonnière sur la face postérieure du complexe ascendant (fig. 7, 15, 16, pl. LIV). Cette chambre est en relations avec le réseau de cellules qui évident le complexe ascendant.

D) *Lamelle otique*. C'est une annexe postérieure de la lame ascendante du ptérygoïde qui s'insère sur cette dernière au-dessus de l'ouverture sinusale, sous l'interligne sutural postérieur ptérygoïdo-squamosal qu'elle masque donc en vue postérieure car elle se développe vers le haut et vers l'arrière. Épaisse en bas, tranchante au sommet et sur son bord latéral interne, la lamelle otique est concave en avant et convexe en arrière, ayant une forme générale en écaille. Elle ménage entre le complexe ascendant et elle-même un espace ouvert en haut et moins largement sur le côté interne, espace que j'appelle rétro-squamosal (fig. 15, 16, 17, pl. LIII, LIV, LVI).

Sa racine est sensiblement parallèle à la direction de la branche carrée du ptérygoïde.

Cette lamelle vient en contact avec la tige du stapes par la partie supérieure de son bord latéral interne.

Sur le spécimen x, et sur d'autres, on peut voir qu'elle s'insère aussi par son bord latéral externe, épais, sur la lame ascendante du ptérygoïde.

La lamelle otique est évidée par des cellules et seules deux ou trois travées osseuses transversales relient les fines corticales antérieure et postérieure.

Étant donné l'extrême fragilité de cette structure on comprend qu'elle soit rarement conservée et que, lorsqu'elle l'est, ce soit en mauvais état de conservation, aplatie contre le complexe ascendant ou plus ou moins rétroversée, rabattue vers le bas comme sur le côté gauche du spécimen x (pl. XV C).

E) *Le réseau de cavités*. Les cavités sont surtout très nombreuses à la base de la lame ascendante, dans la lamelle otique, dans la lame descendante du squamosal, dans le corps du ptérygoïde. Cette

Source : MNHN, Paris

vacuolisation paraît plus prononcée, plus systématique que dans la medullosa des autres os bien que certains des os de la mandibule, le sus-angulaire par exemple, soient fortement vacuolisés (pl. LII/10 à 16 et LII/17 à 19).

Ce réseau communique avec l'extérieur de l'os par deux orifices : l'orifice sinusal postérieur et l'orifice sous-épiptérygoïdien ou sinus antérieur (fig. 15, 16, 17, 18, 19, 20 ; pl. LIV et LVIII/55, 56, 57).

II.5.3.4. — *Problèmes posés par ces structures.*

Deux ordres de faits demandent une explication ou du moins un essai d'analyse fonctionnelle : en effet, nous plaçant sur un plan non pas finaliste, mais fonctionnaliste, ou physiologique, peut-on envisager une explication :

— Concernant le réseau de cellules d'évidement observable dans cette partie du crâne.

— Concernant les relations de la lamelle otique et du stapes.

En fait, à première vue, les deux problèmes ne paraissent pas dénués de liaison.

A) *Les cellules d'évidement.* Remarquons avant tout, comme j'ai eu l'occasion de le faire (p. 70) que la medullosa d'autres os, soit crâniens (mandibules) soit post-crâniens, est très vacuolisée. Cependant :

— Dans le complexe ascendant l'évidement de l'os est parfois tel que ne demeure alors qu'une mince corticale et quelques trabécules internes.

— La vacuolisation de l'os prédomine au niveau de la lamelle otique et plus particulièrement au niveau du contact de cette lamelle avec la tige du stapes (pl. LIV).

— Le réseau de cellules communique en deux endroits avec l'extérieur :

— Antérieurement et médialement par le tunnel qui s'ouvre sous la plaque basale de l'épiptérygoïde (cf. p. 74 et fig. 18).

— Postérieurement par le sinus ptérygoïdien postérieur (fig. 16).

Sans vouloir chercher de façon absolue une signification intrinsèque aux structures décrites, la question se pose néanmoins presque automatiquement : qu'est-ce qui passait par les deux orifices de communication avec l'extérieur, tous deux situés d'ailleurs à proximité de la carotide interne, de la jugulaire ou des sinus dure-mériens qui se jetaient dans la jugulaire ?

On peut aussi s'interroger sur la nature du remplissage de ces cellules.

— La grande dimension de certains de ces éléments fait penser à des cellules pneumatiques, telles celles de la mastoïde ou encore celles existant entre le frontal et l'ethmoïde, entre l'unguis et l'ethmoïde chez les Mammifères, cellules d'évidement qui n'ont de raison d'être que dans la dynamique des os en question.

— Pouvait-il s'agir de lacs sanguins en relation directe avec le système vasculaire ?

— S'agissait-il de cavités emplies de cartilage ?

Enfin pourquoi ce réseau de cavités est-il plus particulièrement développé au niveau de la lamelle otique ?

B) *Relation de la lamelle otique avec la tige du stapes.* D'autres questions peuvent naître à ce propos. Les dispositions relatives de la tige du stapes et de la lamelle otique semblent montrer que la crête longitudinale antérieure du stapes (fig. 29 A et B, pl. XVI B, E, F) devait être reliée par le biais de ligaments au bord supéro-latéral de la lamelle otique. On conçoit mal de ce fait que des vibrations transmises à la tige du stapes ne se soient pas accompagnées de vibrations phasiques de la lamelle otique.

J'ai écrit en 1974 (« Particularités structurales, etc... ») que la majeure partie de la lamelle otique se situait pour l'essentiel en dehors du territoire de l'échancrure otique. C'est partiellement faux. Elle se situe en effet en dehors du *fond* de l'échancrure otique (pl. XIV A, XV C, XVI E et F), mais si l'on admet que l'échancrure otique ou plus précisément le territoire de la membrane tympanique s'est étendu jusqu'au bord le plus postérieur du squamosal (un peu à l'intérieur de l'extrémité interne de la fenêtre palato-carrée), il faut alors dire que la lamelle otique se trouvait sous la partie postéro-externe de la membrane tympanique, partie où s'insérait d'ailleurs l'extrémité supérieure de la tige du stapes (fig. 15 ; pl. XVI E et F).

Source : MNHN, Paris

Watson (1962, p. 241) considérait que ce qu'il appelait « olic flange » (notre lamelle otique) servait d'insertion à la membrane tympanique. On peut admettre au moins que s'insérait sur elle des ligaments d'attache du bord postéro-latéral de la lamelle otique et qu'elle pouvait aussi participer par ce système à l'insertion du stapes sur la membrane tympanique.

De toute façon un fait paraît évident : ne serait-ce qu'à cause de la liaison stapes-lamelle otique, cette dernière participait physiologiquement aux phénomènes de transmission des vibrations.

C) *Les hypothèses explicatives, leur validité éventuelle.*

A ce niveau de l'étude on peut se demander si le réseau des cavités osseuses, surtout développé au niveau de la lamelle otique, ne participait pas d'une façon ou d'une autre à l'audition. L'évidement de la lamelle otique comme du complexe ascendant ne présentait-il pas l'intérêt de diminuer l'inertie de l'os, lui permettant de vibrer en phase avec la membrane tympanique ? On peut avancer quelques hypothèses fonctionnalistes concernant ces dispositifs.

1) Membrane tympanique, tige du stapes, constituaient les organes de réception et de transmission de l'appareil auditif.

a) La membrane tympanique était le récepteur de vibrations.

b) Le stapes transmettait les trains de vibrations.

c) La lamelle otique avait comme rôles principaux :

+ D'amarrer la longue tige du stapes dans la cavité tympanique (dont la chambre rétro-squamosale est une annexe).

+ Peut-être de régulariser les vibrations : accorder en quelque sorte cette tige à la fréquence des signaux, lui éviter les amplitudes trop fortes risquant de nuire à la fenêtre ovale et à la capsule otique, libérer au contraire les contraintes en cas de faibles amplitudes vibratoires.

+ De régler de façon comparable la tension de la membrane tympanique.

Pour que ces deux dernières fonctions puissent être concevables, il faut admettre d'une part des liaisons fibreuses, aponévrotiques ou musculaires entre lamelle otique et tige du stapes, d'autre part un système analogue de liaisons entre la lamelle otique et la membrane tympanique selon des modalités qui ne peuvent être imaginées qu'en fonction des exigences mécaniques impliquées par un tel système. Membrane tympanique et lamelle otique constituant deux plans perpendiculaires l'un à l'autre on peut imaginer par exemple une aponévrose d'insertion prolongeant vers le haut la lamelle et s'insérant sur la membrane tympanique à proximité de son bord postérieur. Des faisceaux musculaires ayant leur origine sur la face antérieure de la lamelle, leur course dans la chambre rétro-squamosale auraient pu avoir leur insertion soit sur l'aponévrose envisagée plus haut, soit directement sur la membrane tympanique elle-même.

2) Dans une deuxième hypothèse ou groupe d'hypothèses on peut concevoir un rôle moins passif pour la lamelle otique si tant est qu'une structure osseuse puisse avoir un rôle actif. Dans cette hypothèse elle aurait eu certes un rôle de sustentation de la tige du stapes dans la cavité tympanique mais son rôle dans la transmission des vibrations aurait été plus important que dans l'hypothèse 1. On peut supposer deux possibilités ne s'excluant d'ailleurs pas l'une l'autre :

a) Elle aurait pu transmettre les vibrations (en particulier les infrasons) en provenance de la partie postérieure de la mandibule reposant sur le sol, le système de cellules du complexe ascendant ayant un rôle dans cette transmission ou la facilitant : soit que ces cellules, en admettant qu'elles fussent pneumatiques, aient servi de caisse de résonance, soit que l'évidement de l'os ait diminué son inertie. Le circuit de transmission aurait alors été le suivant : mandibule, lamelle otique, tige du stapes, fenêtre ovale. Pour ce registre de vibrations la membrane tympanique aurait été pratiquement hors circuit.

A vrai dire je conçois difficilement un tel circuit. Deux arguments au moins me paraissent prépondérants à cet égard.

+ L'articulation crânio-mandibulaire était une diarthrose, c'est-à-dire qu'elle comportait :
des surfaces articulaires cartilagineuses ;
des moyens d'unions à laxité assez grande ;
une synoviale.

Ces trois groupes d'organes faisaient tampon, isolant phonique et on conçoit mal une transmission efficace de vibrations.

Source : MNHN, Paris

+ En admettant même que pût avoir lieu cette transmission, il faut admettre qu'elle eût transité par le carré qui est un bloc d'os spongieux épais, peu apte à un tel office.

b) La lamelle otique aurait pu amplifier pour certaines fréquences les vibrations de la membrane tympanique en se comportant comme un diapason, corrigeant une laxité trop grande de la membrane tympanique. C'est un peu ce qui était imaginé dans l'hypothèse 1 (rôle régulateur de vibrations) mais ici ce qui aurait dominé aurait été non pas le rôle d'insertion de muscles régulateurs mais le rôle vibratoire. La chaîne de transmission aurait toujours été membrane tympanique-stapes-fenêtre ovale mais la lamelle otique aurait servi d'intermédiaire entre membrane tympanique et stapes, amplifiant au passage le train d'ondes acoustiques.

Il n'est pas impossible qu'un tel rôle ait coexisté avec celui d'organe osseux d'insertion.

A plusieurs reprises nous l'avons vu il a été envisagé que les cellules d'évidement observées dans l'os aient été pneumatiques c'est-à-dire pleines d'air, telles les cellules de la mastoïde qui communiquent par l'antre mastoïdien avec l'oreille moyenne. Mais à vrai dire il n'a jamais été prouvé, à ma connaissance du moins, qu'un tel ensemble de cavités pneumatiques puisse jouer le rôle de caisse de résonance. Bien plus, en principe, l'alvéolisation d'un conducteur phonique contribue à diminuer son pouvoir transmetteur.

En ce qui concerne la lamelle otique et son rôle éventuel dans l'audition il faut bien voir également qu'elle était probablement coiffée par les muscles suspenseurs de la ceinture scapulaire (c'est-à-dire releveurs de la tête lorsque la ceinture était fixée). Par exemple l'unité constituée par le sternocleidomastoïdeus et le trapezius (cf. Minner 1925, p. 190) s'insérait sûrement au bord postérieur de la partie médiale du squamosal, c'est-à-dire au-dessus de la lamelle otique) et peut-être par un deuxième chef au bord postérieur des tabulaires et post-pariétaux. D'autres muscles devaient s'insérer sur le bord postérieur du toit crânien, sur la face postérieure du complexe ascendant et sur la crête infero-postérieure de la branche carrée du ptérygoïde : dépresseur de la mandibule, suspenseur du pharynx, fléchisseur du crâne (sans doute de minime importance). Toujours est-il que la lamelle otique, pour certains mouvements du crâne, de la mandibule ou de la ceinture scapulaire, devait être soumise à des contraintes mécaniques non négligeables et il est ici difficile d'admettre qu'elle ait pu avoir un rôle primordial dans l'audition.

Notons que si le trapèze s'insérait au-dessus d'elle, il est probable qu'elle lui servait de poulie de réflexion et dès lors on imagine mal la membrane tympanique s'insérant sur la totalité de son bord postérieur.

Revenons-en à la signification éventuelle des deux ouvertures sinusales antérieure et postérieure (fig. 15, 16, 18, 19, 20 ; pl. LIV).

On peut envisager une communication du sinus postérieur avec une collatérale de la carotide interne, artère toute proche (fig. 25 ; pl. XI A, XIV A) et une communication de l'ouverture antérieure avec le réseau jugulaire interne (la veine jugulaire interne et à coup sûr les sinus sanguins collatéraux étaient voisins). Les réseaux artériel et veineux auraient donc communiqué en ce cas par une sorte de shunt artério-veineux constitué par des lacs sanguins logés dans le réseau cellulaire. Il faut noter à cet égard le grand diamètre des ouvertures sinusales. Rien à voir avec des foramens nourriciers !

Une telle hypothèse anatomique est en elle-même déjà quelque peu sophistiquée et l'on peut la développer sans plus d'outrance en deux variantes :

— Le réseau de cellules ainsi alimenté fait partie du système réticulo-endothélial. C'est une idée qui, comme beaucoup d'autres en Paléontologie, ne craint aucune contradiction puisqu'elle ne repose sur rien !

— Il s'agit d'un organe régulateur de la pression hydrostatique, annexé à la boîte crânienne adjacente, coffrage essentiellement cartilagineux donc peu protecteur. Cette réserve d'expansion aurait été commandée par des verrous anastomotiques ouvrant sur les lacs sanguins inter-osseux. A vrai dire, même étant admis par convention que nous sommes dans la paléofiction, on réalise mal la logique d'un tel système pour un animal qui se contentait de vivre modestement dans des marécages.

Si, ne nous laissant pas impressionner par le calibre des ouvertures sinusales et par la topographie des cellules d'évidement nous revenons à la considération d'une physiologie osseuse plus objective, alors nous nous rappelons que si l'os se vacuolise c'est, avant toute autre chose, pour des exigences

Source : MNHN, Paris

d'équilibre métabolique local : que ce soit dans des conditions physiologiques normales (medullosa des os dermiques, par exemple, chez les Stégocéphales) et l'on peut alors se référer aux explications données par Bystrov, A. P. (1935, 1947), ou que ce soit dans des conditions pathologiques (ostéoporose, remaniement arthrosique, par exemple).

La pneumatisation ou la vacuolisation osseuses sont l'expression de phénomènes physiologiques complexes dépendant à la fois du stade ontogénique de l'animal, de sa régulation phospho-calcique de ses autres équilibres endocriniens, de l'équilibre plus général individu-milieu.

Le rapport surface-volume des os longs varie selon certaines règles (Epker et Frost, 1965) et la vacuolisation osseuse peut témoigner d'un métabolisme particulier de l'os (Frost, 1963, Epker et Frost, 1965, de Rieqlès, etc...).

En principe l'arrière-crâne est une zone relativement stable lors de la croissance crânienne. On peut cependant remarquer que l'ossification des annexes du complexe ascendant est très probablement tardive. Lorsqu'elle survient il semble logique d'admettre que tout un remaniement intrinsèque du complexe doit en résulter, une sorte de remise à l'équilibre physiologique. Cette refonte anatomique, au moins en ce qui concerne l'importance relative des différentes annexes, devait être considérable, surtout au niveau de la lamelle otique.

Néanmoins le calibre des communications vasculaires (*hypothétiquement* vasculaires) du réseau de cellules est étonnant. Le réseau est remarquable tant par son importance que par le fait qu'il est surtout développé au niveau de la jonction lamelle otique-tige du stapes. Ces faits d'observations me paraissent être partiellement inexpliqués.

L'élucidation de ces problèmes, si problèmes il y a, passe sûrement par une étude histologique de ces structures, étude histologique qui n'aboutirait probablement que si elle était basée sur l'observation de nombreux stades de croissance.

II.6. — Territoire crânien péri-encéphalique.

II.6.1. — *Définitions. Méthodes. Références. Matériels.*

Ce territoire, que l'on peut aussi appeler endocrâne, a été décrit de façon très précise dans d'autres groupes (les Trématosaures marins du Spitsberg par Säve-Söderbergh, 1936, par exemple). Watson s'est également penché sur ces problèmes d'anatomie crânienne, entre autre dans son ouvrage de 1962. Parmi les ouvrages d'importance majeure citons aussi celui dans lequel Bystrov et Efremov étudient les Bentbosuchidés de la Sharjenga (1940). On trouvera dans la partie bibliographique d'autres titres d'ouvrages ayant abordé la description de l'endocrâne des Stégocéphales.

Après avoir décrit plus haut la partie la plus latérale du crâne, j'aborde maintenant la description de la boîte crânienne elle-même, ou plus précisément de sa partie ossifiée. On se rendra compte que l'endocrâne des Métoposauridés est beaucoup plus ossifié qu'on ne l'imaginait jusqu'alors (il est même davantage ossifié que chez certains Trématosaures) et qu'il existe finalement une assez grande constance dans l'anatomie crânienne des Stégocéphales.

Je décrirai cette partie du crâne os par os dans la mesure du possible, en me servant de la belle préparation du spécimen x, de celle du spécimen y, toutes deux essentiellement réalisées par M. Yves Havard-Duclos, et, en ce qui concerne les relations des complexes palato-carrés latéraux avec les parties otiques, de l'ensemble de sections sériées déjà utilisé plus haut.

II.6.2. — *Sphènethmoïde.*

Parmi tous les crânes de Métoposauridés explorés un seul avait conservé des ossifications ethmoïdiennes, le x. Un autre en possède assurément mais la préparation n'a pas pu en être faite. Rappelons cependant que la préparation de l'endocrâne de nombreux autres grands crânes, ou plus petits, de la collection n'a pas été abordée (cf. p. 41). Mais il semble néanmoins qu'ainsi que le dit Säve-Söderbergh les ossifications sphènethmoïdiennes n'aient été conservées que chez les plus vieux individus ou qu'ils

Source : MNHN, Paris

se soient détachés avant fossilisation. Je crois que cette dernière hypothèse est probable pour la majorité des individus de dimensions moyennes : les sphénethmoïdes devaient y être très indépendants, seulement reliés par des joints cartilagineux au processus cultriforme du parasphénoïde et au toit crânien. Il est probable que peu après la mort ils se détacbaient après nécrose des cartilages puis sortaient aisément du crâne par l'une des fenêtres interptérygoïdiennes.

Le massif ethmoïdien se présente comme deux lames osseuses, épaisses, verticales, reliant toit crânien et parasphénoïde, nettement séparées à l'arrière, réunies en avant par un pont osseux ne laissant subsister qu'un canal qui transmettait le tractus olfactif (fig. 22). Il s'agit donc d'une ossification paire (pl. XI A, XIII, XIV A). L'espace compris entre les deux lames devait être chondrifié, le cartilage emballant le tronc nerveux et ses annexes mésenchymateuses. Secondairement, chez les animaux les plus grands, il devait y avoir ossification de cette partie moulant lobe et tractus olfactifs. Les nerfs optiques, dans leur partie la plus postérieure, circulaient dans ce tunnel.

Le bord postérieur des sphénethmoïdes se trouve environ au même niveau transversal que l'extrémité postérieure des fenêtres interptérygoïdiennes. L'écartement des deux lames osseuses est alors égal à celui des deux extrémités internes des processus ascendants des épiptérygoïdes. L'écartement existant entre extrémité postérieure du sphénethmoïde et extrémité interne de l'épiptérygoïde est d'environ 1 cm (spécimen x). On peut raisonnablement admettre que les parois cartilagineuses latérales de l'endocrâne s'inséraient en avant sur les extrémités postérieures des sphénethmoïdes et englobaient un peu en arrière les extrémités internes des processus ascendants des épipthrygoïdes, pièces osseuses qui servaient de contrefort à ces parois latérales.

La partie antérieure des sphénethmoïdes se situe sur le spécimen x très légèrement en avant de la ligne transversale partageant en deux les fenêtres palatines.

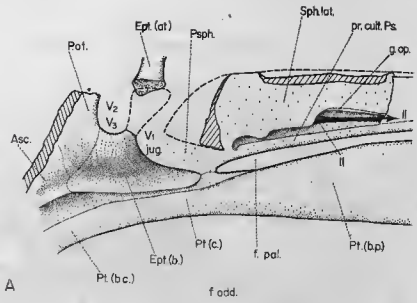
Il semble que l'os soit presque complet, que ce soit en arrière ou en avant, et que nous en ayons sur ce spécimen une représentation correcte.

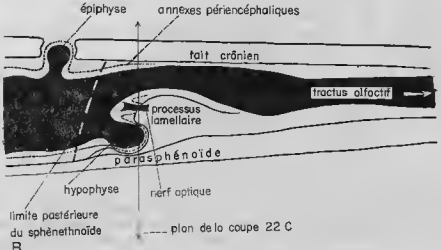
La forme générale de l'os en vue latérale est celle d'un quadrilatère allongé antéro-postérieurement, plus haut en arrière qu'en avant. Les deux os s'amincissent en haut, au voisinage du toit crânien, en même temps qu'ils se rapprochent l'un de l'autre de la même façon qu'ils convergent en avant. Dans leur tiers postérieur ils sont nettement déparés. Dans cette partie cependant, chacun des sphénethmoïdes envoie vers l'autre, c'est-à-dire vers le dedans, un processus lamellaire horizontal, triangulaire, dont les bords internes (médiaux) convergent vers l'avant. Ils sont très proches l'un de l'autre à partir de l'union du premier et du deuxième quart postérieur de l'os. Ils sont réunis dans le quart antérieur par un joint osseux d'aspect enchondral. Ces deux processus lamellaires en haut, un bouchon d'os enchondral en avant, les deux sphénethmoïdes latéralement et le processus cultriforme en bas ferment un espace ouvert en arrière, partiellement ouvert en haut qui paraît être la fosse pituitaire (fig. 23 ; pl. XI et XIV A). Cette fosse avait donc chez *Metoposaurus* une situation assez antérieure. Elle est suivie en arrière par une gouttière du plancher parasphénoïdien qui s'estompe à peu près à la transversale des processus ascendants des épiptérygoïdes. On peut supposer que cette gouttière est l'empreinte de la tige hypophysaire et du plancher du quatrième ventricule, par l'intermédiaire des annexes encéphaliques bien entendu.

Au-dessus et en avant de ce que nous avons déterminé comme étant la loge hypophysaire se situe un étage dont le plancher est constitué par les processus lamellaires horizontaux des sphénethmoïdes, les parois et le toit par la partie supérieure des sphénethmoïdes et le toit crânien. Cet espace ouvert en avant et en arrière logeait probablement la partie antérieure des lobes olfactifs, les tractus olfactifs poursuivant vers la partie antérieure de l'espace sphénethmoïdien dans un tunnel cartilagineux situé entre le toit crânien et le processus cultriforme du parasphénoïde.

La face interne du sphénethmoïde est déprimée longitudinalement par la gouttière du nerf optique, juste au-dessus de l'insertion du processus lamellaire. Le nerf émerge sur la face externe un peu plus bas et à environ 5 cm en avant du bord postérieur de la fenêtre palatine (spécimen x). Le nerf longeait le sphénethmoïde vers l'avant et le bas et la face externe de l'os s'en trouve déprimée (fig. 22, 23, pl. XI A et XIV A). On peut y voir une nette encoche longitudinale limitée en haut et en arrière par le ressaut correspondant du sphénethmoïde mais qui n'est limitée en bas que par le processus cultriforme du parasphénoïde.

Source : MNHN, Paris





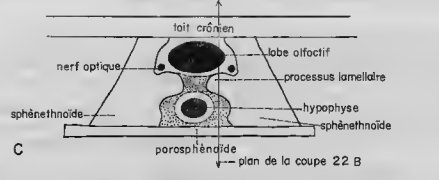


FIG. 22. — *Metoposaurus ouazzoui.*

A. Mise en place des unités anatomiques de la partie antérieure de l'axe osseux endocrânien. D'après le spécimen x. Il s'agit d'une vue latérale droite depuis la fenêtre de l'adducteur droit. — B. Coupe schématique parasagittale du crâne au niveau du processus lamellaire. Ce dernier étant une dépendance localisée de la paroi interne du sphénethmoïde, il n'existe pas vers l'avant de la coupe ni d'ailleurs le sphénethmoïde qui est davantage latéral (cf. fig. 22 C). — C. Coupe schématique transversale du crâne au niveau des structures encéphaliques.

Ab. — Comme pour la figure 21, avec, en plus : Asc. : complexe ascendant ; f.add. : fenêtre de l'adducteur de la mandibule ; f.pal. : fenêtre palatine ; g.op. : gouttière ophtalmique ; P.ot. : prootique ; pr.cult.Ps. : processus cultriforme du parasphénoïde ; Psph. : parasphénoïde ; Pt.(c.) : corps du ptérygoïde ; Sph.lat. : paroi latérale du sphénethmoïde droit ; II : orifice et trajet du nerf optique ; V_1.jug. : orifice de sortie du nerf V_1 et orifice d'entrée de la jugulaire ; V_2, V_3 : orifice de sortie des nerfs correspondants.

Source : MNHN, Paris

II.6.3. — *Épiptérygoïde.*

On lui décrit classiquement trois parties : les processus basal, otique et ascendant.

II.6.3.1. — *Plaque basale.*

C'est une ossification horizontale lamellaire du palato-carré, s'inscrivant grossièrement dans un trapèze et dans laquelle peuvent se distinguer deux lobes : l'un antéro-externe qui déborde sur le territoire de la branche palatine du ptérygoïde, l'autre postéro-interne, qui est sur le corps du ptérygoïde et atteint du côté interne la suture ptérygoïdo-parasphénoïdienne (fig. 24, 25 ; pl. X, XI A, XIII, XIV A, LVIII/58, LIX).

La grande base du trapèze est antéro-interne. La petite base coupe perpendiculairement l'extrémité interne du complexe ascendant ptérygoïdo-squamosal. Des deux autres côtés l'un a une direction sagittale (l'externe), l'autre est postéro-interne et parallèle au tunnel de la carotide (fig. 25 B).

L'angle antérieur et la partie antérieure du lobe antéro-externe du socle basal s'insèrent dans la dépression longitudinale d'insertion de la partie cartilagineuse du palato-carré creusée sur le ptérygoïde. La plage osseuse est séparée de la surface dorsale du ptérygoïde par une espace comblé sur le fossile par de la gangue (pl. X, LIX/61, 62, 63).

Du côté antéro-interne la plaque basale est en relation plus étroite avec le ptérygoïde. Il y a eu ossification encbondrale et un joint ossifié relie les deux os.

Du côté externe la plaque basale « flotte », comme en avant, au-dessus du ptérygoïde.

Du côté postéro-interne la lame basale se relève en visière (fig. 25 B, 25 C ; pl. X, XI A) au-dessus du ptérygoïde et partiellement (du côté le plus interne) du parasphénoïde, déterminant ainsi un espace creux sous-épiptérygoïdien qui est l'antichambre de ce que j'ai appelé, sans préjuger de l'interprétation que l'on peut en donner, le sinus antérieur (voir, p. 78, fig. 18, 19 ; pl. LVIII/55). Cet espace est antérieur et parallèle au tunnel de la carotide interne (fig. 20 ; pl. LVIII/56, LIX/59). Il correspond à la partie supéro-externe du recessus conique, ici vestigial. On pourrait volontiers le croire comblé par du cartilage sur le vivant (c'était probablement le cas, au moins en partie) si le canal antérieur n'y débouchait pas (fig. 20).

La conformation de l'épiptérygoïde sur son côté postéro-externe (fig. 25 A, 25 B) ne peut se comprendre qu'en étudiant d'abord le mode d'insertion des processus ascendant et otique. Tous deux se différencient à partir d'une l'ame verticale commune, l'un, le processus ascendant, vers l'avant et le dedans, l'autre, le processus otique, vers l'arrière et l'extérieur.

II.6.3.2. — *La lamelle verticale commune des processus verticaux* (otique et escendant).

Je les dis verticaux parce que situés dans des plans plus ou moins verticaux par rapport au plancher crânien. Elle s'inscrit sur un plan de direction à peu près transversale mais inclinée vers l'arrière et le dedans.

Son bord dorsal est fortement ensellé, formant ainsi le bord inférieur de l'orifice de sortie des nerfs V^2 et V^3 (fig. 21, 22, 23, 24, 25 A, voir aussi Säve-Söderbergh, 1936, fig. 9 par exemple). Elle est inclinée vers l'arrière et le dedans, surtout du côté du processus ascendant (fig. 23, 25 B ; pl. XI A, XIII, XIV A).

Du côté du complexe palato-carré-squamosal ascendant, elle est double, bifide, encapuchonnant en toit de tente l'extrémité inféro-interne du complexe (ici l'ossification antérieure du ptérygoïde) (fig. 22, 23, 24, 25 A, 25 B ; pl. XI A).

En avant et vers le dehors elle se raccorde de façon continue en pente harmonieuse douce avec le lobe antéro-externe de la plaque basale (fig. 25 A, 25 B ; pl. X et XII).

En arrière et vers le dedans elle forme un dièdre aigu avec la partie postérieure du lobe postéro-interne : c'est le cavum epiptericum, qui se poursuit en avant sous le processus ascendant. La jugulaire interne le traversait d'avant et de dedans en arrière et dehors.

Source : MNHN, Paris

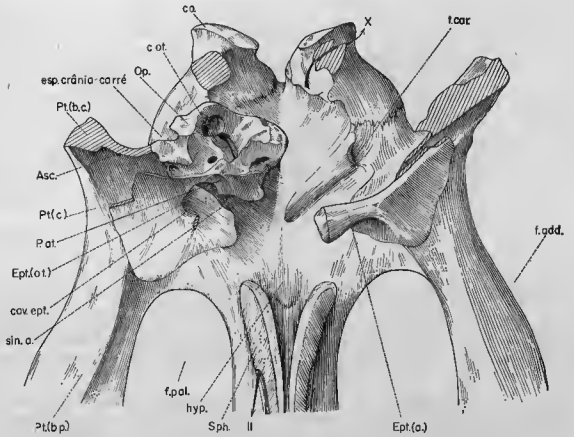


Fig. 23. — Vue antéro-supérieure de l'endocrâne de *Metoposaurus ouazzoui* d'après le spécimen x.
La capsule otique gauche a été réséquée, ainsi que les deux complexes ascendants.
Ab. — Asc. : complexe ascendant ; cav.ept. : cavum epiptericum ; c.o. : condyle occipital ; c.ot. : capsule otique ; Ept.(a.) : processus ascendant de l'épipterygoïde ; Ept.(ot.) : processus otique de l'épiptérygoïde ; esp. : espace ; f.add. : fenêtre de l'adducteur ; f.pal. : fenêtre palatine ; hyp. : loge de l'hypophyse ; Op. : opisthotique ; P.(ot.) : prootique ; Pt.(b.p.) : branche palatine du ptérygoïde ; Pt.(c.) : corps du ptérygoïde ; sin.a. : sinus antérieur du ptérygoïde ; Sph. : sphénethmoïde ; t.car. : tunnel de la carotide ; II, X : trajet et sortie des nerfs correspondants.

II.6.3.3. — *Processus ascendant.*

Le processus ascendant se détache du bord antéro-interne de la lamelle. D'abord étroit à son insertion il va en s'élargissant vers l'intérieur, se terminant du côté interne par une surface ovalaire. Cette extrémité devait s'insérer dans la paroi cartilagineuse latérale de l'endocrâne. Le processus est aplati selon un plan qui est oblique par rapport au plancher crânien, basculé vers l'arrière et l'extérieur (fig. 22, 23, 24, 25 A ; pl. X et XI A).

II.6.3.4. — *Processus otique.*

Le processus otique se détache du bord postéro-externe de la lamelle. C'est une plaque osseuse rectangulaire verticale qui double en avant la face antérieure de l'extrémité interne de l'ossification antérieure du ptérygoïde (fig. 23, 24 ; pl. XII). Il existe toutefois entre ces deux formations un espace lamellaire comblé par de la gangue et qui devait l'être par du cartilage sur le vivant (pl. XII).

II.6.4. — *Territoire otique.*

Il est rarement conservé ; ou s'il l'est, c'est écrasé, télescopé. Cette description sera basée sur l'étude du spécimen x. Il faut avant tout souligner ici la difficulté qu'il y a de décrire séparément

Source : MNHN, Paris

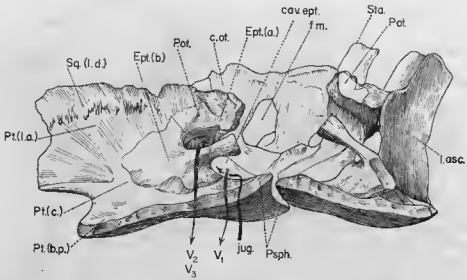


FIG. 24. — *Metoposaurus ouazzoui*. Dessin interprétatif en vue antérieure de la cavité endocrânienne et de ses annexes osseuses d'après le spécimen y (cf. aussi pl. X).

Ab. — cav.ept. : cavum epiptericum ; c.ot. : capsule otique ; Ept.(a.) : processus ascendant de l'épiptérygoïde ; Ept.(b.) : processus basal de l'épiptérygoïde ; f.m ; foramen magnum ; l.asc. : lame ascendante ; P.ot. : prootique ; Psph. : parasphénoïde ; Pt.(b.p.) : branche palatine du ptérygoïde ; Pt.(c.) : corps du ptérygoïde ; Pt.(l.a.) : lame ascendante du ptérygoïde ; Sq.(l.d.) : lame descendante du squamosal ; Sta. : stapes ; V_2, V_3 : sortie des nerfs correspondants ; V_1 jug. : orifice de sortie du nerf VI et d'entrée de la veine jugulaire.

prootique, capsule otique et opisthotique. L'ensemble forme sur le spécimen x, parfaitement conservé, une seule masse ossifiée, sans trace aucune de suture. Il serait par exemple tout à fait arbitraire de limiter postérieurement le prootique ou antérieurement l'opisthotique. Je me demande d'ailleurs si ce qui a été décrit antérieurement comme étant un prootique (par exemple Säve-Söderbergh, 1936, pp. 33, 53-55, 72-75, 98-100) n'est pas en fait le prootique plus la partie antérieure de la capsule otique sensu stricto, élément qui aurait été individualisé par la fossilisation. On peut du reste élargir la question : la distinction entre prootique, capsule otique et opisthotique conserve-t-elle un sens, sinon au titre de rappel de l'embryogenèse de cette partie du crâne ? Il est toutefois possible que le matériel étudié par Säve-Söderbergh se distingue par une ossification de ce complexe moins « empâtée » que celle de nos métoposauridés.

La préparation de cet ensemble a été d'une difficulté considérable. L'os enchondral y est infiltré de gangue si bien que cerner au mieux l'os sans « l'éplucher » peu à peu est une prouesse d'attention et de patience.

II.6.4.1. — *Prootique.*

On observe en avant (fig. 23, 24) sa suture avec le processus otique de l'épiptérygoïde et avec l'ossification antérieure du ptérygoïde. Il est plus difficile de déterminer avec certitude en arrière les limites du prootique, du squamosal, du ptérygoïde et de la capsule otique. La fig. 25 B n'en propose qu'une approximation.

En vue antérieure il est grossièrement rectangulaire, trois à quatre fois aussi long que large (pl. XI C). Il est percé un peu à l'extérieur de son centre par un gros foramen par lequel devait sortir le nerf VII et pénétrait peut-être la *vena capitis dorsalis* (fig. 25, pl. XIII et XIV A). Ce foramen est le débouché antérieur d'un canal qui s'ouvre en arrière sur la face supérieure de la partie antérieure de la capsule otique (pl. XI D). En vue antérieure toujours, il est débordé en bas par un massif osseux d'aspect enchondral appartenant à la capsule otique et dont la forme peut laisser penser qu'il emballe un des canaux semi-circulaires. Il est regrettable qu'aucune coupe de cet ensemble n'ait pu être faite. Des allégations semblables pourraient alors recevoir preuve ou infirmation.

Source : MNHN, Paris

La partie externe de son bord inférieur est libre et constitue le bord supérieur de l'ouverture de sortie des nerfs V^2 et V^3 (fig. 22, 24, 25 A ; pl. X, XI, XIV A). En arrière de cet orifice on peut voir la suture du prootique avec le ptérygoïde (fig. 25 C).

La face antérieure du prootique, son bord inférieur au niveau de l'orifice des V^1 et V^2, la face postérieure observable sont, comme le processus ascendant de l'épiptérygoïde, revêtus d'une mince corticale d'os compact.

La moitié externe de sa face antérieure, sur laquelle s'ouvre l'orifice supposé du nerf VII est à peu près plane. La moitié interne de cette même face est concave vers l'avant, la concavité ayant un axe transversal.

Le prootique présente un bord supérieur pratiquement réduit à la corticale de l'os (pl. XI D). Tout de suite en arrière nous abordons le territoire de la capsule par l'intermédiaire de deux gouttières longeant le bord supérieur du prootique (fig. 21, pl. XI D) et séparées par une ensellure de ce bord en sa partie moyenne.

II.6.4.2. — *Capsule otique.*

Elle est constituée d'os d'aspect trabéculaire à mailles très lâches remplies de gangue. Le dégagement en est donc forcément peu précis puisqu'aucune surface d'os compact ne permet de cliver la gangue péri-incombante de l'ossification. Les deux capsules du même crâne ont pu être dégagées. L'une, la droite, l'a été complètement et se trouve isolée du plancher comme du toit. L'autre, la gauche, a été laissée attachée par sa face supérieure au toit crânien (pl. XV A).

Pour qu'une description rigoureuse de la capsule pût être tentée il faudrait pouvoir disposer de plusieurs spécimens provenant de crânes différents. Il serait alors possible de faire la part des erreurs dues soit à la fossilisation défectueuse, soit à une préparation exagérément destructrice. Il faudrait également pouvoir opérer dans une de ces capsules une série de coupes mettant en évidence les structures internes. Je me contenterai donc de ne donner ci-après que les caractères morphologiques les plus évidents laissant au lecteur le soin de compléter éventuellement sa prise de connaissance grâce aux quelques dessins et photographies qu'il trouvera ici (fig. 21, 23, 25, 26 ; pl. XI B, XI C, XI D, XI E, XIII, XIV, XV A).

De façon approchée la capsule otique peut être comparée à une lentille à grand axe transversal (fig. 25 A et 26).

— Sa face supérieure est creusée par la fosse de Bridge (fo.br., pl. XI D, voir aussi Säve-Söderbergh, 1936, fig. 38, 41).

— Le centre de sa face inférieure est également déprimé par une fosse moins profonde et moins régulière que la fosse de Bridge (fig. 25 E).

— Le bord périphérique est cerné par des bourrelets osseux en avant (sous le prootique) et en dedans. Il est aiguë en arrière et en dedans, limité par l'opisthotique en arrière et dans la partie postéro-externe. Le bord se raccorde au squamosal, et au complexe ascendant de façon générale par l'intermédiaire d'une structure en croissant à concavité interne dont l'aspect amène à penser qu'il pourrait abriter l'un des canaux semi-circulaires. Cette structure en croissant ainsi que l'opisthotique coiffent la tête du stapes et la partie interne de sa tige. La fenêtre ovale, virtuelle s'ouvrait sous la partie ossifiée de la capsule. Je la dis virtuelle car son cadre était essentiellement cartilagineux.

Ajoutons qu'en vue supérieure la capsule est évidée par des anfractuosités autres que la fosse de Bridge, cavités qu'il est difficile d'analyser, faute de possibilités d'investigation (coupes sériées par exemple), à moins que nous décidions de sacrifier cet unique spécimen.

II.6.4.3. — *Opisthotique.*

J'attribue à l'opisthotique une structure ossifiée qui s'intercale en coin entre la partie postérieure de la capsule otique en avant et la face antérieure des processus exoccipitaux dorsaux en arrière (fig. 25 C, 26 ; pl. XIII, XIV A, XV C). Sur le spécimen x cette ossification a en effet une forme en coin auquel fait suite à l'extérieur un prolongement plus ou moins foliacé. La partie en coin fait con-

Source : MNHN, Paris

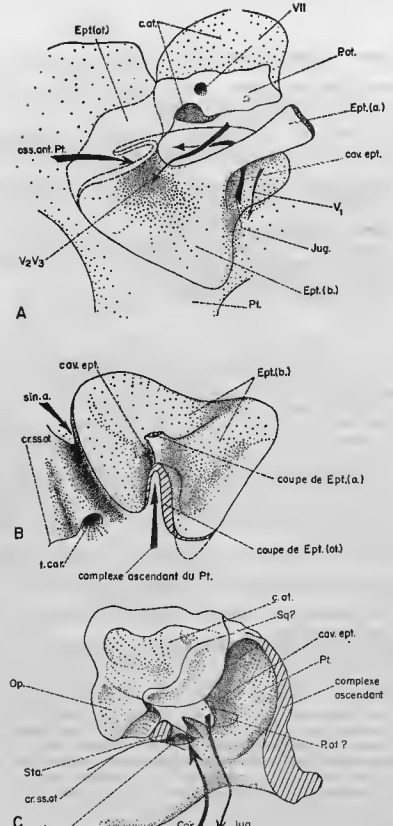


FIG. 25. — *Metoposaurus ouazzoui*. Mise en place interprétative des unités anatomiques de la région otico-épiptérygoïdienne droite.

A. Vue antérieure. — B. Vue du dehors et d'en haut. — C. Vue du dehors et de l'arrière.

Ab. — Car. : trajet de la carotide à son entrée crânienne ; cav.ept. : cavum epiptericum ; c.ot. : capsule otique ; Ept.(a.) : processus ascendant de l'épiptérygoïde ; Ept.(b.) : processus basal de l'épiptérygoïde ; Ept.(ot.) : processus otique de l'épiptérygoïde ; Jug. : orifice d'entrée et trajet de la veine jugulaire interne ; Op. : opisthotique ; oss.ant.Pt. : enclavement de l'ossification antérieure du ptérygoïde sous l'épiptérygoïde ; Pt. : ptérygoïde ; sin.a. : sinus ptérygoïdien antérieur ; Sta. : stapes ; t.car. : tunnel de la carotide ; V_2, V_3 : sortie des nerfs correspondants ; VII : sortie du nerf VII.

Source : MNHN, Paris

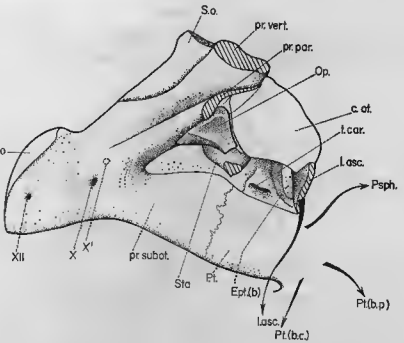


FIG. 26. — *Metoposaurus ouazzoui*. Vue latérale du complexe occipital droit.

Ab. — c.ot. : capsule otique ; c.o. : condyle occipital ; Lasc. : direction d'extension de la lame ascendante du ptérygoïde ; Op. : opisthotique ; pr.par. : processus parotique de l'exoccipital ; pr.subot. : processus subotique de l'exoccipital ; pr.vert. : processus vertical de l'exoccipital ; Pt.(b.c.) : direction d'extension de la branche carrée du ptérygoïde ; Pt.(b.p.) : direction d'extension de la branche palatine du ptérygoïde ; Psph. : direction d'extension du parasphénoïde ; Pt. : ptérygoïde ; S.o. : supraoccipital ; Sta. : stapes ; t.car. : tunnel de la carotide ; X. X'. : foramen de sortie du nerf X. Deux variation ; XII : orifice de sortie probable du nerf hypoglosse.

tact avec le processus vertical de l'exoccipital ; la partie foliacée avec le processus parotique. Le supraoccipital est plus interne et n'a presqu'aucun contact avec l'opisthotique.

La face postéro-inférieure du coin de l'opisthotique recouvre par sa partie antérieure la tête du stapes. L'angle médio-postérieur de ce dernier est lié à un court processus d'attache que la face postéro-inférieure de l'opisthotique envoie vers l'arrière.

II.6.5. — *Autres structures.*

II.6.5.1. — *Plancher crânien* (fig. 23, 27 ; pl. XI A, XIII et XIV A).

Examiné sur le fossile il est principalement constitué par le parasphénoïde. Mais il est probable que sur l'animal vivant un basisphénoïde cartilagineux recouvrait ce socle osseux, se poursuivant latéralement par d'autres parois cartilagineuses qui moulaient les annexes encéphaliques, les sorties de nerfs et les vaisseaux. Le socle osseux est déprimé au centre, formant une coupe. Très antérieurement et sagittalement j'ai déjà décrit ce que j'interprète comme la fosse pituitaire (fig. 23 ; pl. XI A, XII, XIV A). Latéralement les sutures parasphénoïde-ptérygoïde en avant et parasphénoïde-exoccipital en arrière ont été décrites (pp. 50, 58, 60, 73, 76). Du côté externe de ces sutures nous sommes :

a) En avant, dans la région du fond de l'échancrure otique crânienne (l'échancrure otique du toit crânien et celle du palais se correspondent et déterminent un « golfe » dans la « falaise » arrière-crânienne). C'est dans ce golfe que se situe le paquet vasculaire carotido-jugulaire.

b) En arrière, dans la zone sous-stapédienne, préoccipitale.

Dans la partie postérieure du plancher crânien le parasphénoïde se termine en pointe entre les deux complexes exoccipitaux-basioccipitaux.

Source : MNHN, Paris

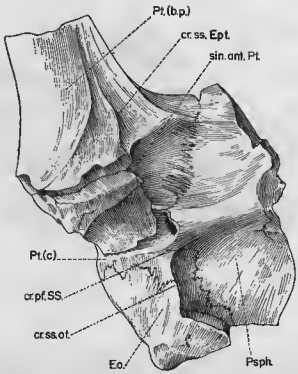


Fig. 27. — *Metoposaurus ouazzoui*. Plancher endocrânien. Partie gauche. Fragment de crâne isolé.

Ab. — cr. sous Ept. : crête sous-épiptérygoïdienne ; Eo. : exoccipital ; Psph. : parasphénoïde ; Pt. : ptérygoïde ; Pt.(b.c.) : branche carrée du ptérygoïde ; sin.ant.Pt. : sinus antérieur du ptérygoïde.

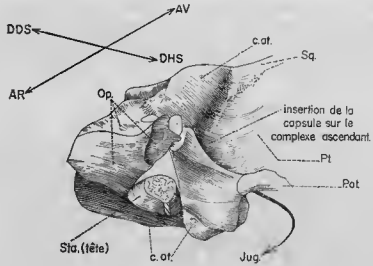


Fig. 28. — *Metoposaurus ouazzoui*.

Insertion de la capsule otique sur le complexe ascendant. Le prootique qui est surtout antérieur n'est vu ici que par son bord inférieur. La pièce anatomique est vue du dehors, un peu de l'arrière, un peu d'en bas. Il s'agit en fait, au moins à droite du dessin, de l' « espace crânio-carré de Säve-Söderbergh ».

Ab. — AR. : arrière ; AV. : avant ; c.ot. : capsule otique ; DDS : dedans ; DHS. : dehors ; Jug. : trajet de sortie de la veine jugulaire ; P.ot. : prootique ; Pt. : ptérygoïde ; Sq. : squamosal ; Sta : stapes.

Source : MNHN, Paris

II.6.5.2. — *Tunnel carotidien.*

On retrouve ici la disposition décrite par Säve-Söderbergb, 1936 (pp. 18 et 19) : le toit du tunnel est formé par le parasphénoïde alors que le plancher est constitué par le corps du ptérygoïde (fig. 18, 19, 20, 27 et pl. XI A, XII, LVIII). L'orifice antérieur du tunnel est peu visible, le plus souvent écrasé (pl. XI A).

II.6.5.3. — *Trajet de la jugulaire.*

J'ai tenté de le matérialiser par une flèche sur les figures 25 A, B, C, 28. La jugulaire interne draînant la partie sphénethmoïdienne du crâne, pénètre le cavum epiptericum au niveau de l'orifice du nerf V^1 (maxillaire inférieur), sous le processus ascendant de l'épiptérygoïde, contourne vers l'arrière et l'extérieur la base du processus ascendant et sort du crâne par l'espace crânio-carré de Säve-Söderbergh (pour davantage de détails, se reporter à Säve-Söderbergh, 1936, p. 124).

II.6.5.4. — *Sorties de nerfs.*

On observe bien le tunnel du nerf vague sur le spécimen x (pl. XI A). Il traverse l'exoccipital du dedans et un peu de l'avant vers le dehors et un peu vers l'arrière. La situation de ses orifices a été précisée p. 58. Case avait décrit en 1932 (p. 15, fig. 12), chez *Buettneria*, un tunnel situé à la base des processus supérieurs de l'exoccipital et qui doit être celui du nerf X. Case précise que sur deux au moins des spécimens qu'il a observés ce tunnel reçoit des branches latérales. Chez *Metoposaurus ouazzoui* aucun tunnel secondaire n'a pu être mis en évidence de façon indubitable. Cependant la planche XI B (spécimen x) permet de voir un orifice dans la lumière du canal du X. Le cours de ce boyau collatéral, si c'en est un, n'a pas pu être suivi et on ne peut pas affirmer sur la foi de ce seul orifice qu'existait bien un canal collatéral de celui du X.

Le IX empruntait probablement le même tunnel que le X.

Une sortie possible du XII a été signalée p. 58. Aucun orifice d'entrée n'a été trouvé. On peut présumer que les racines correspondant de l'hypoglosse traversaient d'abord le basioccipital (cf. p. 63), l'orifice d'entrée étant de ce fait inaccessible à l'observation.

II.6.6. — *Stapes.*

On peut schématiquement distinguer dans le stapes une tête et une tige. La tête est constituée par un processus principal ou otique s'abouchant à la lenêtre ovale (virtuelle), et par un processus accessoire contribuant à l'attache du stapes. Le processus principal et la tige du stapes forment un arc dirigé vers le debors et le haut.

II.6.6.1. — *Tête du stapes.*

Elle est à peu près triangulaire, formée des deux processus cités : l'un postérieur, le principal, l'autre antérieur, l'accessoire. La plage de jonction des deux processus est déprimée des deux côtés de la tête (face supérieure et face inférieure) mais surtout sur la face supérieure. Cette plage osseuse est de faible épaisseur médialement, plus ou moins encochée sur son bord interne par une « échancrure stapédienne » (fig. 29 A et C).

A) *Processus principal ou otique.* Il est grossièrement cylindrique, sa face inférieure étant toutefois légèrement aplatie. Il s'abouche comme je l'ai dit plus haut, par sa face articulaire interne, sur la fenêtre ovale virtuelle, sous le plancher de la fosse de Bridge de la capsule otique et devant l'opisthotique (fig. 25 C, 26, 28 ; pl. XI E, XVI F). Cette partie de l'appareil otique devait être essentiellement cartilagineuse encore que l'on puisse difficilement juger sur le fossile de l'état d'ossification réel du neurocrâne. Le bord postérieur de sa face inférieure est marqué par une crête « transverse » qui traverse en oblique et vers l'extérieur la tige du stapes pour aboutir à la partie interne du bord antérieure tranchant de la tige (fig. 29 A ; pl. XVI B).

Source : MNHN, Paris

B) *Processus accessoire.* Il venait s'insérer par son bord antérieure sur la partie la plus externe du bord postérieur du tunnel de la carotide (crête parafenestrale de Säve-Söderbergh). Ce processus est davantage aplati que le précédent, de section à peu près ovale. Il semble probable que sa face articulaire interne soit venue s'ennoyer, sur le vivant, dans la muraille cartiliagineuse sous-otique ou s'amarrer à la crête parafenestrale par ligaments.

11.6.6.2. — *Tige du stapes.*

Elle est un peu aplatie dorso-ventralement. De section ovalaire ou circulaire dans sa partie supérieure elle est d'abord évidée en gouttière dans la partie interne de sa face inférieure (fig. 29 A) Dans sa partie externe la face inférieure est cependant moins convexe que ne l'est la face supérieure. Dans la partie interne de la tige son bord antérieur est tranchant. Il est mousse dans la partie externe (fig. 29 B et C).

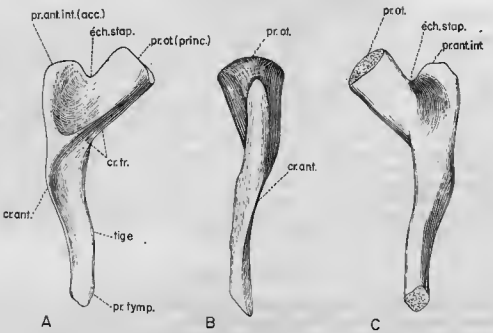


Fig. 29. — Stapes droit de *Metoposaurus ouazzoui.*

A. Face inférieure. — B. Vue antérieure. — C. Face supérieure.

Ab. — cr.ant. : crête antérieure ; cr.tr. : crête transverse ; éch.stap. : échancrure stapédiale ; pr.ant.int.(acc.) : processus antéro-interne ou accessoire ; pr.ot.(princ.) : processus otique ou principal ; pr.tymp. : processus tympanique.

Nous avons vu plus haut qu'une crête « transverse » traverse la tête et la tige du stapes, s'émoussant au fur et à mesure qu'elle progresse vers l'extérieur. Il semblerait d'après les coupes que nous avons étudiées plus haut (pl. LIV, LVI, LVII et fig. 17) que ce soit par l'intermédiaire de cette crête que le stapes prenait contact avec le bord interne de la lamelle otique du ptérygoïde (voir par exemple les coupes 38 à 42, pl. LIV et LVI ainsi que la pl. XVI E et la fig. 15).

L'extrémité supéro-externe du stapes, ou processus tympanique, rejoignait la membrane tympanique dans la partie externe et postérieure de l'échancrure otique autant que permettent au moins d'en juger la position du stapes sur les différents fossiles observés d'une part, les dispositions anatomiques telles qu'on les reconstitue d'après la mécanique osseuse d'autre part.

On se reportera ci-dessus à la page 78 si l'on s'intéresse à la physiologie possible du stapes en relation avec les autres structures de la région anatomique.

Source : MNHN, Paris

II.7. — Mandibule.

La mandibule chez les Stégocéphales a fait l'objet d'une monographie générale, celle de Nilsson T., 1943. On trouve aussi des descriptions plus spécialisées dans des articles consacrés à différents groupes de Stégocéphales (par exemple, pour n'en citer que quelques-uns, ceux de Case E. C., 1932, en ce qui concerne *Buettneria*, Bystrov et Efremov, 1936, sur *Benthosuchus*, Watson, 1962, pour *Rhinoceps*, *Wetlugasaurus*, *Parotosaurus*, etc...).

La mandibule est donc assez bien connue ; je ne m'appesantirai pas sur sa description, et attribuerai seulement un peu plus d'importance à la partie postérieure de la mandibule, plus particulièrement à la face articulaire.

II.7.1. — *Morphologie générale.*

Elle est certes très variable selon le stade ontogénique du fossile mais on peut néanmoins admettre que l'hémimandibule est proportionnellement moins haute et plus longue que chez *Buettneria* telle que l'on peut en juger par exemple p. 24 de l'article de Case, 1932, avec des réserves cependant puisque je n'ai eu aucun élément comparatif autre qu'iconographique.

Le rapport de la hauteur de l'hémimandibule à sa longueur déroulée est un peu supérieur à 1/7.

A l'avant de la fosse du muscle adducteur le rapport de sa hauteur à son épaisseur est de 1/2 à 1/2,5.

Lorsque l'hémimandibule est en connexion avec le crâne son plan moyen est fortement incliné par rapport à la verticale (près de 40° en avant de la fenêtre de l'adducteur). De ce fait, étant donné la courbure de l'hémimandibule dans sa partie antérieure, comme son bord inférieur doit se situer alors dans un plan horizontal (le sol) la correction est apportée par une torsion de la partie antérieure de l'hémimandibule sur elle-même (fig. 30 A ; pl. XVII, XVIII A, XVIII B).

En arrière les dents sont inclinées à environ 45° vers l'intérieur. En avant elles sont beaucoup moins inclinées et sur certaines le plan d'insertion des crocs antérieurs est à peu près horizontal.

Au niveau de la symphyse le rapport est inverse, 2/1 environ, la symphyse étant plus large que haute. Chaque surface symphysaire se présente comme une zone d'insertion de fibro-cartilage plus ou moins ovalaire présentant une lèvre antérieure et une lèvre postérieure formant pince par rapport au fond déprimé de cette surface. Le bord inférieur de la symphyse est en retrait par rapport au bord supérieur, ce qui semble indiquer une importance plus grande du noyau fibreux symphysaire en bas qu'en haut.

La face externe de chaque hémi-mandibule présente dans sa partie postérieure trois sillons sensoriels divergeant vers l'avant à partir de l'angle postérieur de la mandibule (fig. 30 A ; pl. XVII A, XVII C).

— Le sillon supérieur, très court, suit seulement le bord supérieur du processus rétro-articulaire et se termine sous le bord externe de la cavité glénoïde.

— Le sillon moyen suit vers l'avant le bord supérieur de l'angulaire et se prolonge assez loin en avant à la partie inférieure du dentaire.

— Le sillon inférieur, dans son cours vers l'avant, croise le bord inférieur de la mandibule, passe sur la face interne où il s'estompe à un niveau situé à peu près à l'aplomb du milieu de la fenêtre de l'adducteur ou un peu en arrière, toujours dans le territoire de l'angulaire.

II.7.2. — *Ostéologie.*

II.7.2.1. — *Face externe* (fig. 30 A).

Elle est conforme à peu de chose près à ce que l'on connait chez les autres Métoposauridés.

Source : MNHN, Paris

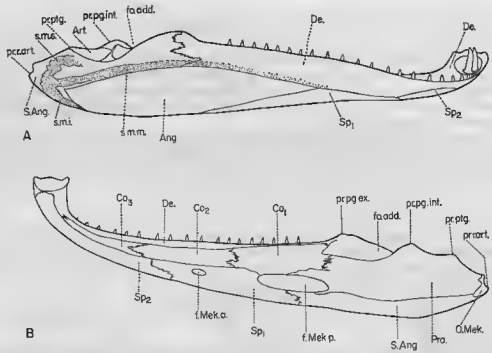


FIG. 30. — Hémimandibule droite de *Metoposaurus ouazzoui*. Reconstitution.

A. Face externe. — B. Face interne.

Ab. — Ang. angulaire ; Art. : articulaire ; De. : dentaire ; fo.add. : fosse de l'adducteur ; pr.pg.int. : processus prégléno'idal interne ; pr.plg. : processus post-glénoïdal ; pr.r.art. : processus rétroarticulaire ; s.m.i. : sillon mandibulaire inférieur ; s.m.m. : sillon mandibulaire moyen ; s.m.s. : sillon mandibulaire supérieur ; Sp. : splénial.

N. B. : Le sillon mandibulaire inférieur ne pourrait être vu complètement que sur une vue ventrale de la mandibule.

II.7.2.2. — *Face interne* (fig. 30 B).

J'ai noté la présence de trois coronoïdes, mais en fait la délimitation de ces os est très difficile et il n'est pas impossible que les coronoïdes 1 et 2 se réduisent en fait à un seul ou qu'une certaine variabilité existe selon les individus : tantôt deux coronoïdes, tantôt trois. Ces os se situent assez bas sous la rangée dentaire et ne portent pas eux-mêmes de denticules.

II.7.2.3. — *Face supérieure.*

A) *Généralités.* On peut distinguer d'avant en arrière la rainure odontogène, la fosse de l'adducteur, le complexe articulaire et le bord dorsal du processus rétro-articulaire matérialisé en fait par la fente meckelienne rétro-articulaire, obturée ou non ainsi que nous le verrons plus loin.

Je ne décrirai pas les deux premières unités.

Les deux dernières parties, complexe articulaire et bord dorsal du processus rétroarticulaire sont constituées de la sorte : les parois externe et interne de la mandibule, l'ossification meckelienne qui les unit. Cette ossification se différencie en « os articulaire » au niveau de la glénoïde. Elle varie selon le stade de croissance et pour un même stade de croissance selon les individus (fig. 31 A ; pl. XVIII D, XVIII E). En général l'ossification est d'autant plus avancée que l'animal est plus grand. Mais il arrive que sur un crâne relativement petit l'articulaire soit parfaitement ossifié tout comme la fente méckelienne dorsale. Inversement on peut constater sur des hémimandibules de grandes dimensions une lacune importante de l'articulaire, surtout du côté interne et l'absence de soudure des deux lèvres de la fente dorsale du processus rétro-articulaire.

Source : MNHN, Paris

B) *Le sus-angulaire* (fig. 31 A et B ; pl. XVIII D, XVIII E). Dorsalement le sus-angulaire (situé du côté externe) se présente ainsi :

— En avant son bord dorsal forme le bord externe de la fenêtre de l'adducteur.

— Il envoie vers le dedans (vers le préarticulaire) une languette spatuliforme, concave en avant, que j'appelle languette pré-articulaire. Elle ferme, en arrière et latéralement la loge de l'adducteur, en avant celle de l'articulaire.

— Il envoie enfin en arrière une lame qui ferme latéralement la loge de l'articulaire et forme en arrière la lèvre externe de la fente dorsale et postérieure du processus rétro-articulaire.

— A l'arrière de la loge de l'articulaire le sus-angulaire porte un processus vertical qui, associé à un processus similaire du préarticulaire lorsque la fente rétroarticulaire est fermée, forme ce que j'appelle le processus post-glénoïdien (pr.ptg, pl. XVIII E et XVIII F).

— Entre les languettes antérieure et préarticulaire du sus-angulaire existe une plage osseuse triangulaire. Cette plage porte plusieurs foramens (plusieurs gouttières aboutissant à ces foramen et témoignant du passage d'éléments vasculo-nerveux) ainsi que des traces d'insertions musculaires (fig. 31 A et B ; pl. XVIII D et E). Cette plage osseuse se trouvait en dehors du territoire articulaire proprement dit. Le bord interne de la languette pré-articulaire servait d'insertion externe à la capsule articulaire.

C) *Le préarticulaire.* Fait d'une seule lame il constitue la muraille interne de la fosse de l'adducteur en avant, de la loge de l'articulaire plus en arrière et enfin de la fente meckelienne rétroarticulaire tout en arrière (fig. 31 A et B ; pl. XVIII E). Deux processus verticaux s'en différencient : en avant le processus préglénoïdien interne contre lequel vient s'appuyer par l'intermédiaire d'un prolongement lamellaire, ossifié ou cartilagineux, la lamelle post-fenestrale du sus-angulaire.

Il porte en arrière de la glénoïde un processus qui, conjoint d'un processus analogue du sus-angulaire (voir plus haut) par l'intermédiaire de l'ossification meckelienne, forme le processus post-glénoïdien, processus qui marque la limite postérieure de la loge de l'articulaire.

D) *L'articulaire.* Figuré en plan fig. 31 A d'après l'observation d'un grand individu, il est surtout observable en coupe sur les planches LI, LII, LIII.

Il y apparait en toute netteté comme un bouchon fermant en haut l'espace de Meckel. J'ai déjà dit que cette ossification était très irrégulière. Elle est totalement absente sur le petit individu figuré en 31 A et (hormis au fond de la loge où s'observe une ébauche indiquée « articulaire juvénil » : Art.juv.). L'ossification est au contraire très complète sur l'individu figuré fig. 31 B et représenté pl. XVIII D (dessin interprétatif inversé par rapport à la photographie).

Sur ce dernier spécimen l'articulaire apparait en plan comme une surface triangulaire d'os enchondral entourée par un rebord osseux formé par le sus-angulaire et le préarticulaire. Coiffant l'articulaire un coussin cartilagineux s'enclavait dans l'enceinte déterminée par ce rebord. Les ligaments majeurs de l'articulation crânio-mandibulaire, interne et externe, ont laissé des traces : sur le bord postérieur du processus préglénoïdien interne, sur le bord antérieur de la partie sus-angulaire du processus post-glénoïdien. La capsule articulaire s'insérait sur les autres parties du rebord déjà cité.

Étant donné l'inadéquation apparente des deux surfaces articulaires (celle du carré et celle de l'articulaire), étant donné le jeu qui devait exister au niveau de la symphyse lors de l'ouverture de la bouche, on peut supposer qu'il est insuffisant de concevoir l'existence de deux surfaces articulaires cartilagineuses et qu'un ménisque existait peut-être ? C'est un problème que des études mécaniques plus approfondies pourraient s'efforcer de résoudre.

E) *Fente meckelienne.* Je l'ai déjà sommairement décrite.

On peut lui reconnaitre deux parties :

— Une partie dorsale, étroite, partant de la loge de l'articulaire en avant et en haut et descendant vers l'arrière (fig. 31 A).

— Une partie postérieure plus large dont la lèvre interne, formée par le préarticulaire et l'angulaire, est le plus souvent déportée vers l'avant, élargissant de ce fait la fente vers l'arrière et le dedans jusqu'à en faire un orifice de 4 cm de haut sur 1 de large sur les gros spécimens (fig. 31 B).

Le retrait vers l'avant de cette lèvre interne paraît principalement dû à l'action d'un muscle dépresseur de la mandibule (ou, si l'on considère comme fixe la mandibule, un muscle élévateur du

Source : MNHN, Paris

crâne), muscle qui s'insérait sur une tubérosité bien visible sur le spécimen figuré pl. XVIII C où elle est très forte (t.dép.mf.) et située sur le préarticulaire, en bordure de l'ouverture meckélienne, juste au-dessus de la suture du préarticulaire et de l'angulaire.

Cette partie postérieure de l'ouverture meckelienne n'est jamais comblée par un tissu osseux enchondral chez *Metoposaurus ouazzoui*. Un bouchon cartilagineux la fermait probablement in vivo. Elle est notée c.Meck. sur les photographies (pl. XVII B, XVII D).

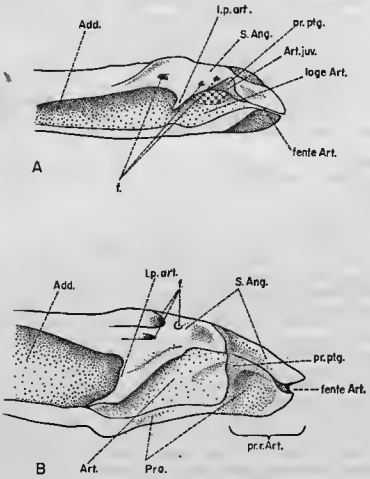


Fig. 31. — Partie articulaire de l'hémimandibule droite de *Metoposaurus ouazzoui* en vue supérieure.

A. Un petit spécimen peu ossifié. — B. Un grand spécimen bien ossifié.

Ab. — Add. : cavité de l'adducteur ; Art. : articulaire ; Art.juv. : articulaire juvénile en voie d'ossification ; f. : foramen ; l.p.art. : languette préarticulaire ; Pra. : préarticulaire ; pr.ptg. : processus postglénoïdal ; pr.r.art. : processus rétroarticulaire ; S. Ang. : sus-angulaire.

II.8. — Les Métoposauridés découverts dans le gisement XI.

Il s'agit uniquement de restes crâniens. Je préfère donc traiter de ces fossiles ici et décrire seulement ensuite le squelette post-crânien de *Metoposaurus ouazzoui*.

Deux crânes et un hémi-crâne postérieur de Métoposauridés (pl. VII B, XLIV, XLV, XLVI, XLVII) proviennent du gisement XI (voir p. 36 et pl. II 1, II 2, II 3 en ce qui concerne le gisement XI ainsi que ma note de 1967). Parmi les deux crânes l'un est celui d'un grand individu (pl. VII B). Il mesure 40 cm de long et 26 de large. Son numéro de spécimen est XI/16/66. L'autre ne mesure que 17,5 cm

Source : MNHN, Paris

de l'avant du museau jusqu'à l'arrière des condyles occipitaux sa largeur maximum étant de 13 cm (pl. XLIV, XLV, XLVI B, XLVI C et D). Son numéro de spécimen est Xlp/4/66. L'hémicrâne postérieur (XLVII A et B, XLVI A) a 15 cm de large. Son numéro de spécimen est Xlp/8/66.

La gangue des fossiles du gisement Xl est un grès très dur. Le dégagement de crânes de Stégocéphales platybasiques à la table crânienne mince est donc un réel problème. Le travail à la percussion, même précautionneux, aboutit inévitablement à de nombreuses fractures qu'il n'est pas toujours aisé de restaurer. Seul le meulage ou l'usage de la scie rotative permet une approche de l'os sans grand risque. Mais ce dernier moyen est lent. C'est pourquoi le palais du grand individu n'a été que sommairement préparé et ne sera pas figuré. Par contre les deux autres pièces ont été assez bien préparées, en grande partie par meulage.

Le grand crâne (pl. VI B) provient du niveau à Dicynodontes du gisement Xl c'est-à-dire le niveau moyen (Xl b). Au premier examen il paraît différer des Métoposauridés du Xlll (*Metoposaurus ouazzoui*) par un rapport longueur/largeur particulièrement élevé (1,54). Mais une étude moins superficielle de ce crâne montre que mis à part ce coefficient un peut marginal par rapport à la norme chez *Metoposaurus ouazzoui* (1,15 à 1,51), tous les autres paramètres sont conformes. Quant à l'ostéologie c'est sans discussion possible celle de *Metoposaurus ouazzoui*. Rappelons que les deux gisements, situés à 1,5 ou 2 km l'un de l'autre se trouvent, à quelques mètres de puissance près au même niveau stratigraphique. Il me paraît donc parfaitement justifié d'attribuer ce Stégocéphale à l'espèce *Metoposaurus ouazzoui*.

La position stratigraphique, ou plutôt microstratigraphique, du petit crâne complet (pl. XLIV et XLV) dans le gisement Xl est un peu équivoque dans la mesure où il a été dégagé et plâtré à l'une des extrémités du chantier de fouille, extrémité où le niveau c (ou encore Xlp) à poissons rejoignait le niveau b (seule la présence d'écailles de poissons permet de déceler le biseau). Il était néanmoins à une trentaine de centimètres (en puissance de couche) au-dessus du niveau b. L'hémicrâne figuré (pl. XLVII) provient par contre des blocs éclatés puis triés après le travail de minage, au même titre que les spécimens d'*Almasaurus* décrits plus loin. Il est donc certain qu'il provient du biotope à poissons et *Almasaurus*, ce qui est donc sans doute le cas pour le petit crâne complet (Xlp/4/66) puisqu'il y a identité spécifique entre les deux. Cette précision ne peut d'ailleurs avoir qu'un intérêt écologique car la différence temporelle entre les niveaux b et c est à coup sûr infime.

Le petit crâne complet (Xlp/4/66) comme l'hémicrâne postérieur (Xlp/8/66) ont tous les caractères de jeunes individus de *Metoposaurus ouazzoui*. L'ostéologie comme le tracé des sillons sensoriels sont conformes au plan métoposauridé. La zone d'accroissement postérieur en V a à peine commencé à fonctionner activement, si bien que les orbites n'ont pas encore une position très antérieure (rapport du segment pré-orbitaire au segment post-orbitaire : 6/8,5).

Le lacrymal pourrait être isolé de l'orbite et de la narine. Deux tracés paraissent envisageables, à gauche du Xlp/4/66. Il se terminerait postérieurement soit un peu latéralement et antérieurement par rapport à l'orbite (pl. XLIV) soit, comme chez *Metoposaurus ouazzoui*, par une languette étroite, sur le bord orbitaire latéral.

La cavité de la grosse glande muqueuse située entre les deux narines externes est déjà visible ainsi que celle des plus petites glandes prémaxillaires.

Je fais suivre ci-après quelques paramètres relevés sur le spécimen Xlp/4/66 (le petit crâne complet).

Longueur de la table crânienne, de l'avant du museau à l'arrière des post-pariétaux	16 cm
Longueur de l'avant du museau à l'arrière des condyles occipitaux	17,2 cm
Largeur maximum	13,5 cm
Distance de l'avant du museau jusqu'à la transversale du bord antérieur des orbites	6 cm
Distance de l'avant du museau jusqu'à la transversale du trou pariétal	12,5 cm
Longueur des orbites	2,4 cm
Longueur des narines	1,5 cm

Les constatations sont les mêmes au niveau de la morphologie du palais, dont le plan est tout à fait conforme à ce que nous connaissons chez *Metoposaurus ouazzoui*. L'observation de la surface articulaire du crâne (articulation crânio-mandibulaire) montre, en ce qui concerne le petit spécimen

Source : MNHN, Paris

complet, que la loge du carré, entre les deux lamelles, antérieure et postérieure, du quadrato-jugal, est vide dans ses deux tiers externes. Dans le tiers interne on note, contre la lamelle externe de la branche carrée du ptérygoïde, (lamelle qui servait peut-être d'inducteur de l'ossification carrée), on note un massif d'os enchondral à contours imprécis, de ce fait difficile à dégager, massif qui progressait sans doute vers le dehors. La partie externe du carré (la moitié voire les deux tiers) devait être cartilagineuse à ce stade.

Sur l'hémicrâne postérieur du XI la loge droite du carré est complètement vide (pl. XLVII B). La loge gauche renferme un bouchon osseux dans sa moitié interne.

Sur les deux crânes les insertions en virgule des muscles fléchisseurs du crâne sur le parasphénoïde ne sont pas encore différenciées. On commence simplement à en percevoir une sur la gauche du spécimen complet (pl. XLV).

Il n'y a rien de particulier à signaler en ce qui concerne la face occipitale, insuffisamment préparée sans doute, mais sur laquelle on peut néanmoins constater la présence de la lamelle otique bien ossifiée et d'une ouverture sinusale (pl. XLVI A et XLVI B).

Les deux stapes sont conservés sur chacun des deux petits spécimens et leur observation montre qu'ils sont tels que nous les connaissons chez *Metoposaurus ouazzoui* avec peut-être une tête stapédiale proportionnellement plus importante que chez l'individu de grande dimension.

L'endocrâne n'a pas été recherché sur ces deux petits spécimens. Cette recherche aurait pratiquement exigé le sacrifice de l'un des crânes.

Avec une réserve concernant le lacrymal, dont il faudrait vérifier la terminaison postérieure tout amène donc à attribuer également à *Metoposaurus ouazzoui* les deux petits spécimens du gisement XIp. On peut remarquer qu'il s'agit des restes des plus petits individus de cette espèce qui soient connus jusqu'à ce jour dans la vallée Irohalène.

III. — DESCRIPTION DU RACHIS

III.1. — Préliminaires.

III.1.1. — *Matériel.*

J'ai disposé pour cette étude d'un matériel relativement favorable, eu égard aux difficultés de fossilisation que l'on peut concevoir pour une poutre osseuse aussi peu cohérente que le rachis des Métoposauridés. Il est probable que l'insuffisance des descriptions concernant le squelette post-crânien des Métoposauridés est inhérente à cette labilité du squelette appendiculaire et rachidien, mais surtout rachidien. Le processus de fossilisation dissocie le rachis en unités vertébrales d'abord mais très rapidement en sous-unités : centres vertébraux, arcs neuraux, pleurocentres. Cette fragmentation est inéluctable, dès que le milieu de pré-fossilisation est quelque peu perturbé, étant donné la nature fibro-cartilagineuse des liaisons qui existaient entre ces éléments osseux. Une fois désarticulée, la vertèbre subissait davantage encore l'action du milieu : séparation en deux parties latérales de l'arc neural, abrasion des parois articulaires des intercentres et pleurocentres, comme des parois internes des moitiés de l'arc neural. On s'explique dès lors qu'aucun pleurocentre n'ai jamais pu être décrit chez les Métoposauridés avant la découverte de *Metoposaurus ouazzoui* (cf. Dutuit, 1970).

J'ai pu disposer de plusieurs spécimens dont le rachis avait été fossilisé avec les vertèbres en connexion. L'extrémité caudale est toujours incomplète, du moins l'examen des fossiles le laisse-t-il supposer. C'est à partir de ces spécimens que je décrirai le rachis. Il s'agit principalement des plâtres portant actuellement les numéros d'identification suivant : XIII/12/65, XIII/5/66, XIII/13/66, XIII/4/66.

Source : MNHN, Paris

III.1.2. — *Constitution et mobilité du rachis.*

Le nombre des vertèbres devait être relativement constant. Je préciserai d'abord que j'appellerai vertèbres prépelviennes celles qui précèdent la vertèbre portant la côte transverse ou celle précédant la partie antérieure de la plaque ischio-pubiale lorsque l'on peut penser qu'elle a été fossilisée « en place ». Sans qu'il soit possible d'affirmer le nombre exact des vertèbres, car aucune des colonnes vertébrales préparées ne semble absolument complète, on peut avancer le nombre total de 50 à 55 vertèbres pour le rachis de *Metoposaurus ouazzoui*. L'une des colonnes vertébrales les plus fiables à cet égard est celle du spécimen XIII/4/66 (pl. XXI). On y dénombre 26 vertèbres prépelviennes et 19 vertèbres postpelviennes mais on peut douter de l'intégrité de cette extrémité caudale. On peut donc estimer qu'il y avait 26 vertèbres prépelviennes et à peu près autant de vertèbres postpelviennes.

L'avant du rachis (jusqu'à la 9e ou 12e vertèbre) se situait au-dessus de l'interclaviculc. L'existence de ce plastron ventral limitait étroitement les mouvements, tant dans le plan sagittal (vertical) que dans le plan horizontal. C'est d'ailleurs ce que corrobore la structure des vertèbres de cette région. Surextension dorsale, flexion ventrale, ondulations latérales du corps y étaient d'amplitude minime.

De la dixième à la vingt-sixième vertèbre environ la structure vertébrale se prêtait mal à des mouvements verticaux, un peu plus à des mouvements horizontaux d'ondulation.

La démarche actuelle des Urodèles montre d'ailleurs qu'une certaine souplesse dans le plan horizontal était nécessaire au déplacement, surtout lors de la marche.

Par contre la structure vertébrale de la région caudale montre que la queue était très mobile et assez longue, quoique beaucoup moins que celle d'*Eryops* par exemple.

La queue devait être, avec les membres, le principal organe de propulsion et d'orientation au cours de la nage, les ondulations du corps étant alors de peu d'usage.

Notons enfin que la grandeur des vertèbres subit peu de variations dans la région prépelvienne de l'avant vers l'arrière. Les changements les plus notables sont d'ordre morphologique.

III.1.3. — *Remarques préalables.*

Quelques remarques préalables doivent être formulées avant la description du rachis.

1) De l'avant vers l'arrière de la colonne vertébrale existe une nette polymorphie des vertèbres chez la forme étudiée. Chacune de ces catégories de vertèbres se transforme de façon assez continue pour passer à la catégorie suivante. Il est de ce fait artificiel de distinguer des types précis de vertèbres comme c'est chose possible chez les Mammifères supérieurs par exemple. Mais en première approximation il est justifié de décrire un atlas, un axis (qui en fait n'en est pas un structuralement), des vertèbres prépelviennes, des vertèbres caudales antérieures (dont les vertèbres « pelviennes ») et des vertèbres caudales postérieures réduites à un vestige d'intercentre et à des os chevrons.

2) Il existe également une certaine variabilité de l'arc neural selon le stade de croissance de l'animal.

3) Ces vertèbres sont plus complexes que l'on pouvait le prévoir tant par la structure et l'ossification de leur arc neural et des apophyses articulaires que par l'existence de pleurocentres parfaitement ossifiés et d'importance fonctionnelle probablement assez grande.

4) L'ossification demeurait incomplète, même aux stades de croissance terminaux. Chez les jeunes en particulier les parties périchordales et périneurales étaient très peu ossifiées. Somme toute, dans la partie antérieure de la vertèbre il n'y avait pas à proprement parler de pédicule vertébral (au sens topographique et non homologique du terme « pédicule »). Dans la partie postérieure de la vertèbre le pleurocentre effectuait la transition entre intercentre et arc neural. Topographiquement il avait donc la situation du pédicule vertébral des vertébrés plus élevés en organisation.

Les lames vertébrales sont bien ossifiées. La jonction des deux moitiés latérales de l'arc neural se laisait par contre très tard et commençait par le sommet. Nous verrons plus en détail ces points de structures au cours de la description.

5) La sixième remarque principale que l'on puisse laire après un examen d'ensemble du rachis est l'interdépendance de sa morphologie comme de sa mécanique avec le système costal.

Source : MNHN, Paris

III.2. — Description des types vertébraux.

III.2.1. — *L'Atlas.*

Schématiquement la première vertèbre se compose d'un corps formé de deux cylindres accolés et d'un arc neural réduit à deux lames soudées à leur apex (pl. XIX A, B, C, D).

III.2.1.1. — *Le corps vertébral.*

A) *Face antérieure.* Elle est constituée par les deux facettes d'articulation avec les exoccipitaux (fig. 32 A, 32 E ; pl. XIX A, XIX D). Ces deux cavités articulaires sont des segments de sphères de rayon d'autant plus grand que l'Atlas est à un stade de croissance plus avancé. Chacune des glénoïdes regardent vers l'avant, le dehors et un peu vers le haut. Le bord périphérique comme le bord de coalescence des glénoïdes sont très saillants.

B) *Face postérieure.* Cette face d'articulation avec la deuxième vertèbre est ovalaire à grand axe horizontal (fig. 32 B). On distingue encore sur cette face deux facettes d'articulation secondaire mais elles ont tendance à se fondre en une seule surface d'articulation déprimée. Chez les individus les plus petits elle est fortement concave, surtout dans le tiers vertical médian. Chez les individus de grande dimension elle se présente plutôt comme l'association de deux surfaces presque planes formant entre elles un angle dièdre largement ouvert vers l'arrière dont l'arête est verticale (fig. 32 C, 32 D ; pl. XIX C).

C) *Face périphérique.* Les bords circonférentiels des faces antérieures et postérieures étant très saillants, la face périphérique (face supérieure + face inférieure + faces latérales) se présente dans son ensemble comme une gouttière périphérique (fig. 32 C, D, E et pl. XIX D). La partie supérieure de la face périphérique est entaillée par le canal rachidien. De part et d'autre du canal se différencient vers le haut les lames de l'arc neural (fig. 32 A, B, C, pl. XIX A, D). Leur base d'insertion est ovalaire. De part et d'autre de cette implantation sur la face périphérique on note une ou deux dépressions longitudinales, empreintes probables de muscles para-vertébraux.

Ventralement et antérieurement la face périphérique du corps de l'atlas forme un bec correspondant à la jonction des deux facettes articulaires antérieures (fig. 32 D). Ce bec est déprimé par une fossette longitudinale courte, profonde surtout en avant et qui devait être la fossette d'insertion d'un ligament occipito-atloïdien inférieure. Il est possible que ce ligament se soit inséré en avant sur le parasphénoïde, entre les deux exoccipitaux.

Ventralement et postérieurement on peut noter deux fossettes symétriques moins profondes que la précédente (fig. 32). Ces deux fossettes communiquent par deux dépressions obliques formant un triangle isocèle avec la fossette ligamentaire antérieure. On peut penser que ces deux dépressions constituaient les emplacements d'insertion d'un ligament atloïdo-axoïdien inférieur.

III.2.1.2. — *L'arc neural.*

Nous avons vu que l'arc neural prenait naissance à partir de deux surfaces ovalaires de part et d'autre du canal neural. Il n'y a sur l'atlas ni apophyses transverses ni pédicules. Les deux lames formant l'arc neural se dirigent vers le haut, vers l'arrière et un peu ver le dedans pour se rencontrer et se souder, circonscrivant un trou neural un peu plus haut que large (fig. 32 A, B, C ; pl. XIX A).

L'arc neural est épais transversalement et s'élargit antéro-postérieurement à sa partie supérieure. Il est probable que cette extrémité supérieure de l'arc neural de l'atlas était très unie à celle de la deuxième vertèbre, voire même soudée (pl. XIX D). La coalescence des deux apex de l'atlas et de l'axis ainsi que leur aspect, qui est celui des surfaces articulaires d'os longs donnent à penser qu'un revêtement cutané armé d'ossicules dermiques a pu exister au-dessus des apophyses épineuses (pl. XIX B.

Source : MNHN, Paris

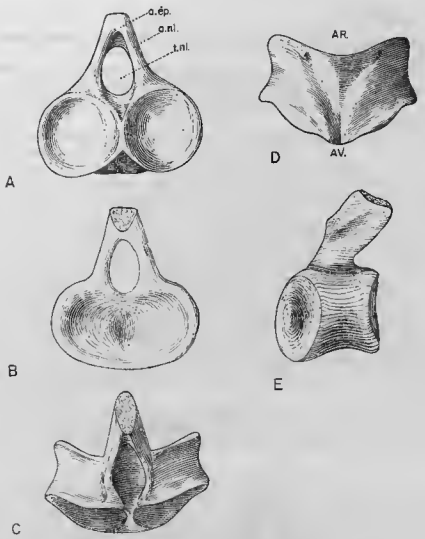


FIG. 32. — Atlas de *Metoposaurus ouzzaoui*. Reconstitution.
A. Vue antérieure. — B. Vue postérieure. — C. Vue dorsale. — D. Vue ventrale. — E. Vue latérale.
Ab. — a.ép. : apophyse épineuse ; a.nl. : arc neural ; AR. : arrière ; AV. : avant ; t.nl. : trou neural.

III.2.2. — *L' « axis »*.

En vue ventrale l'atlas a, dans une certaine mesure, une forme en V à concavité postérieure. Les deuxième, troisième et quatrième vertèbres montrent encore cette disposition qui est bien marquée surtout sur l'axis et disparaît à partir de la cinquième vertèbre. Disons à ce propos que le terme d'axis, bien que commode, n'est en l'occurrence pas topique puisqu'aucune apophyse odontoïde n'est encore différenciée à ce stade évolutif. Il n'est ici employé que par analogie de situation et commodité (cf. Saban, 1972, p. 1399).

Plusieurs autres caractères sont en commun à l'atlas et l'axis :

— étroitesse du canal neural.

— Implantation directe des lames de l'arc neural sur la face supérieure du corps vertébral. Il n'y a aucun pédicule. La liaison est osseuse.

— Grance largeur du corps vertébral.

Je décrirai séparément le corps puis l'arc neural.

Source : MNHN, Paris

III.2.2.1. — *Corps vertébral.*

C'est un disque étroit (environ la moitié de la largeur du corps de l'atlas), plié en dièdre à arête antérieure (fig. 33 D).

— *Face antérieure* (fig. 33 A). Dans son ensemble elle est convexe vers l'avant, venant s'encastrer dans la concavité postérieure de l'Atlas. L'emboîtement n'est évidemment pas précis sur le fossile car il y avait sur le vivant interposition de disques intervertébraux fibrocartilagineux On peut noter des reliefs secondaires sur cette face :

— De part et d'autre du plan sagittal de la vertèbre, dans la moitié supérieure, existent deux tubercules ovalaires plus ou moins disposés en V à pointe inférieure qui encadrent l'emplacement de la notochorde (fig. 33 A). Dans la moitié inférieure de la face antérieure selon l'axe sagittal existe une facette ablongue. Un bourrelet suit le bord inférieur du corps vertébral sauf au niveau de la fossette qui vient d'être décrite. Entre ce bourrelet et les deux convexités en V décrites plus haut existe une dépression (fig. 33 A).

— Des deux côtés deux fosses latérales longent, sur la face antérieure, les bords latéraux du corps vertébral.

— Il n'y a pas d'apophyse transverse sur l'atlas. Sur l'axis on ne peut parler que de lames transverses. Les lames formant l'arc neural s'évasent vers le bas pour coiffer les moitiés latérales de la face dorsale du corps vertébral. Les deux lames, coalescentes avec le corps vertébral, se prolongent un peu latéralement, s'atténuent puis s'interrompent à l'aplomb du bord latéral du corps vertébral, différenciées alors en facette d'articulation costale. On ne peut donc parler que d'ébauche d'apophyse transverse (fig. 33 B et C).

B) *Face postérieure.* Elle est concave vers l'arrière dans son ensemble. On peut cependant y distinguer une zone centrale plus déprimée et une zone annulaire presque plane ouverte en haut au niveau de la notochorde.

C) *Face périphérique.* Une des particularités de l'axis est de posséder latéralement deux facettes costales jointives, ou presque jointives (fig. 33 C). L'absence de hiatus entre les deux tient au fait que l'arc neural est soudé au corps vertébral sans intermédiaire, au contraire de ce que nous verrons pour

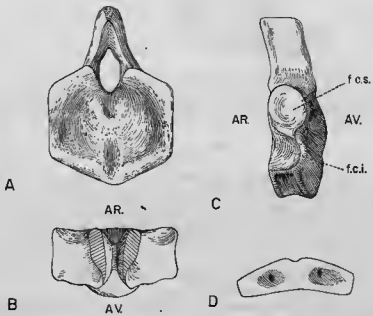


Fig. 33. — Deuxième vertèbre de *Metoposaurus ouazzoui* (« axis »). Reconstitution.
A. Vue antérieure. — B. Vue dorsale. — C. Vue latérale gauche. — D. Vue ventrale.
Ab. — AR. : arrière ; AV. : avant ; f.c.i. : facette costale inférieure ; f.c.s. : facette costale supérieure.

Source : MNHN, Paris

les vertèbres plus postérieures. Les deux facettes articulaires sont superposées, dans la partie postérieure du bord latéral de la vertèbre, la facette correspondant à l'apophyse transverse étant de plus grand diamètre que la facette intercentrale (fig. 33 C).

La face inférieure de la vertèbre dessine un V ouvert vers l'arrière (fig. 33 D). Les branches du V vont en s'épaississant vers le plan sagittal. La 2e vertèbre est en effet plus épaisse selon ce plan. La partie médiane de cette face marque une éminence selon l'axe transversal. De part et d'autre 2 cuvettes dépriment la face inférieure. Du côté interne de chacune de ces cuvettes existe une courte fossette allongée antéro-postérieurement, marquée seulement sur les gros individus. Ces dépressions correspondent probablement à celles déjà notées sur l'Atlas. Il s'agirait alors des empreintes d'insertion des ligaments intervertébraux inférieurs.

III.2.2.2. — *L'arc neural.*

L'arc neural a été déjà partiellement décrit. J'ai dit qu'il était directement soudé au corps vertébral, ce qui n'est pas le cas en ce qui concerne les vertèbres plus postérieures, nous le verrons. La surface dorsale des lames transverses est presque horizontale accusant une légère surélévation au niveau de la facette articulaire costale, latéralement. Du côté interne l'apophyse épineuse prend naissance abruptement. Elle est du reste rarement conservée. Lorsqu'elle existe, elle est le plus souvent détériorée. Assez fortement inclinée vers l'arrière elle est proportionnellement moins large antéro-postérieurement que celle de l'atlas. Elle se termine à son sommet par une facette tronquée, comme toutes les autres vertèbres, facette qui laisse supposer qu'elles étaient recouvertes d'un capuchon fibro-cartilagineux ou bien qu'existaient des plaques dermiques plus ou moins liées aux vertèbres, comme cela se rencontrait chez les Rachitomes par exemple (fig. 33 A ; pl. XIX B, XIX D).

L'arc neural étant directement soudé au corps vertébral le trou neural est bien délimité, ovalaire à grand axe vertical (fig. 33 A).

III.2.3. — *Vertèbres prépelviennes* (fig. 34, 35, 36, 37 et pl. XIX D à I, XX G à L).

III.2.3.1. — *Généralités.*

Les faits essentiels à retenir en ce qui concerne leur structure est l'existence d'un pleurocentre ossifié situé à la partie postéro-supérieure du corps vertébral (intercentre), entre ce dernier et l'arc neural. L'arc neural prend appui sur le pleurocentre. Des éléments fibro-cartilagineux participaient à la soudure de l'arc, du pleurocentre et de l'intercentre. L'arc neural lui-même est constitué par deux moitiés latérales mal arrimées l'une à l'autre. Au cours de la croissance leur soudure commence toujours

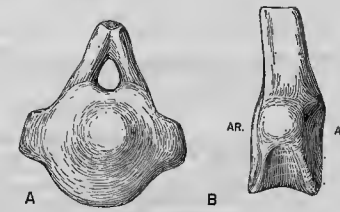


Fig. 34. — Troisième vertèbre de *Metoposaurus ouazzoui.*
A. vue antérieure. — B. Vue latérale.
Ab. — Comme pour la figure 33.

Source : MNHN, Paris

à leur extrémité supérieure et se poursuit ensuite vers le bas. Sur les gros spécimens on peut trouver des arcs neuraux dont les moitiés latérales sont bien ossifiées.

La vertèbre des Métoposauridés est une construction fragile aisément dissociable en ses éléments constitutifs. Il est compréhensible que l'on ne trouve généralement à l'état fossile que des corps vertébraux, les arcs neuraux et les pleurocentres s'étant détachés dès les premiers stades de la fossilisation. Les arcs neuraux et les pleurocentres, de texture osseuse lâche devaient être rapidement érodés.

Même lorsque les arcs neuraux sont trouvés en place au-dessus du corps vertébral il est rare que l'on trouve également en place au-dessous des apophyses transverses les pleurocentres. Il est probable que les pleurocentres se détachaient les premiers du squelette rachidien, glissaient entre les corps vertébraux et les arcs neuraux dissociés ou par les trous de conjugaison des vertèbres peu après la mort de l'animal, la fossilisation se faisant en milieu à faible courant d'eau.

III.2.3.2. — *Le corps vertébral* (fig. 34, 35, 37 ; pl. XIX E, F, I).

Il est sensiblement cylindrique. Les faces antérieure et postérieure sont régulièrement excavées et l'on note à leur partie supérieure la trace du canal de la notochorde sous forme d'une fossette peu profonde et peu large. Les vertèbres devaient être articulées entre elles par l'intermédiaire de disques fibro-cartilagineux intervertébraux de faible épaisseur.

La face périphérique de la vertèbre est déprimée en gouttière circulaire (fig. 34, 35 ; pl. XIX E). En bas et sur les côtés la périphérie de la vertèbre est recouverte d'une couche d'os compact d'aspect périosté, ce qui n'est pas le cas de la face supérieure du corps vertébral, sur laquelle s'inséraient pleurocentres et arc neural par l'intermédiaire de fibro-cartilages. En haut et sagittalement le corps vertébral est très légèrement échancré, ou pas du tout en ce qui concerne les vertèbres les plus antérieures. La trace de la notochorde devient davantage apparente lorsque l'on se rapproche de la zone pelvienne. Cette partie supérieure du corps vertébral est mousse et fait d'un tissu osseux friable et lâche.

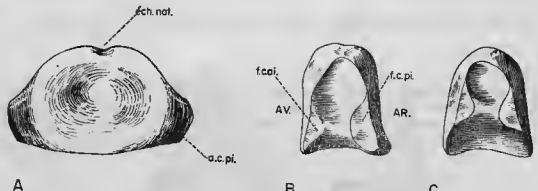


Fig. 35. — Centre vertébral d'une vertèbre prépelvienne de *Metoposaurus ouazzoui*.
A. Vue postérieure. — B. C. Vue latérale, deux types différents ; C serait plus antérieur que B.
Ab. — a.c.pi. : apophyse costale postéro-inférieure ; AR. : arrière ; AV. : avant ; éch.not. : échancrure notochordale ; f.c.ai. : facette costale antéro-inférieure ; f.c.pi. : facette costale postéro-inférieure.

Latéralement le corps vertébral porte une ou deux facettes articulaires costales dont la hauteur varie également selon la place de la vertèbre dans le rachis (fig. 34 B, 35 B et C ; pl. XIX E et I). On peut noter les dispositions suivantes :

— Jusqu'à la quinzième vertèbre dorsale environ on ne compte qu'une seule facette articulaire costale. Celle-ci est d'abord assez haut située puis elle tend à gagner la partie inférieure de la vertèbre tandis que le corps vertébral tend aussi à s'aplatir un peu dans le sens vertical.

— A partir de la seizième vertèbre se différencie peu à peu une facette articulaire antérieure (fig. 34 B ; pl. XIX E). On observe parallèlement une réduction des apophyses transverses. Il est pro-

Source : MNHN, Paris

bable que les côtes perdaient peu à peu leur connexion avec l'apophyse transverses et s'articulaient avec deux corps vertébraux consécutifs.

Le corps vertébral des trois vertèbres sus-pubo-ischiales a une face inférieure presque plane présentant les reliefs décrits pour les autres vertèbres mais en plus accusés (pl. XX N).

Selon les individus, ou bien le corps vertébral commence très tôt à s'ouvrir à son sommet (échancrure notochordale), prenant l'allure en V des vertèbres caudales, ou bien il demeure cylindrique presque jusqu'aux vertèbres post-pelviennes.

1l1.2.3.3. — *Les pleurocentres* (fig. 36, 37 ; pl. XIX F, G, H, XX E à L).

Le pleurocentre est un os de morphologie très variable. Chez les individus jeunes sa forme est d'autant plus variable qu'il est peu ossifié en périphérie. Sur les plus grands individus il tend à avoir des faces et des bords nets, certaines des faces prolongeant sans rupture de plan les faces correspondantes de l'intercentre sur lequel s'insèrent les pleurocentres (pl. XIX G et H). L'intercentre est tronqué en haut et latéralement à l'endroit où s'insère le pleurocentre (fig. 36 A ; pl. XIX E et G).

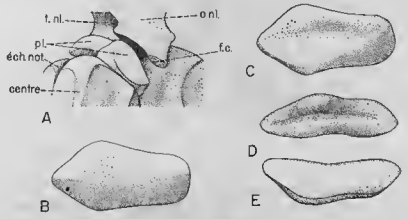


Fig. 36. — Pleurocentres de *Metoposauraus ouazzoui*.

A. Insertion des pleurocentres entre centre vertébral et arc neural. — B. C. D. E. Vues ventrale, dorsale, antérieure et postérieure d'un pleurocentre gauche.

Ab. — a.nl. : arc neural ; éch.not. : échancrure notochordale ; f.c. : facette costale ; pl. : pleurocentres ; t.nl. : trou neural.

Ce sont en général des os de forme crescentique dont l'une des pointes est externe l'autre interne (fig 36 D et E ; pl. XX K et L). Ils présentent quatre faces et quatre bords (fig. 36 B à E ; pl. XX G à L). Comme cela a été dit la face postérieure du pleurocentre s'inscrit dans le galbe général de la face correspondante du corps vertébral.

Ils sont plus ou moins jointifs à leur partie supérieure, formant à cet endroit le plancher du canal rachidien.

1l1.2.3.4. — *L'arc neural* (fig. 36, pl. XIX G, H, I).

L'arc neural et les lames transverses ne peuvent pas être distingués et forment une seule unité si tant est que l'on puisse parler ici d'arc neural et de lames transverses avec toutes les fausses homologies que cette distinction peut laisser supposer. Ainsi compris l'arc neural est constitué de deux parties latérales symétriques qui comportent chacune deux branches perpendiculaires (ou faisant entre elles un angle un peu supérieur à 90° dans le quadrant supéro-externe). L'arc neural sensu stricto est relié par l'intermédiaire des lames transverses aux pleurocentres et au corps vertébral. La cohésion des différents éléments cités étant assurée par du tissu fibro-cartilagineux. Les lames transverses recouvent les pleurocentres.

Source : MNHN, Paris

En vue latérale (fig. 37 B ; pl. XIX G, I, K) l'apophyse épineuse est inclinée vers l'arrière.

L'extrémité latérale de la lame transverse porte une facette d'articulation costale allongée d'avant en arrière et faisant un angle droit avec la facette d'articulation costale du corps vertébral (fig. 37 B ; pl. XIX I).

L'articulation des arcs neuraux entre eux est double. Chacun d'eux porte sur son bord postérieur, de chaque côté, au niveau de la racine des lames transverses une concavité (équivalent d'une zygapophyse postérieure) dans laquelle vient s'encastrer l'apophyse articulaire antérieure (équivalent

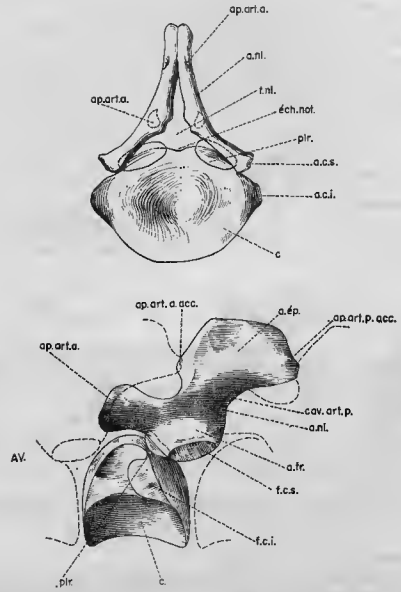


Fig. 37. — Reconstitution schématique d'une vertèbre prépelvienne de *Metoposaurus ouazzoui*.

A. Vue antérieure. — B. Vue latérale.

Ab. — a.c.i. : apophyse costale inférieure ; a.c.s. : apophyse costale supérieure ; a.ép. : apophyse épineuse ; a.nl. : arc neural ; ap.art.a. : apophyse articulaire antérieure ; ap.art.a.acc. : apophyse articulaire antérieure accessoire ; ap.art.p.acc. : apophyse articulaire postérieure accessoire ; a.tr. : apophyse transverse ; AR. : arrière ; AV. : avant ; c. : centre vertébral ; cav.art.p. : cavité articulaire postérieure ; éch. not. : échancrure notochordale ; f.c.i. facette costale inférieure ; f.c.s. : facette costale supérieure ; plr. : pleurocentre ; t.nl. : trou neural.

Source : MNHN, Paris

d'une zygapophyse antérieure) de la vertèbre suivante. L'apophyse articulaire antérieure a une extrémité articulaire dont la forme est en coupelle à concavité dirigée vers le haut et l'intérieur.

Une deuxième articulation se situe au-dessus de celle qui vient d'être décrite. Une petite apophyse accessoire se différencie sur chacun des bords postérieurs des deux moitiés latérales de l'arc, environ à la moitié de la hauteur de l'apophyse épineuse. Elles forment une sorte de bec qui vient s'appuyer sur le bord antérieur de la vertèbre suivante où existe aussi une petite apophyse accessoire antérieure (fig. 37 B).

L'espace se trouvant entre les deux moitiés latérales de l'arc neural devait être comblé par du cartilage, excepté peut-être au sommet de l'apophyse épineuse, que l'on trouve généralement ossifié. Juste au-dessus du trou neural la paroi interne de chaque moitié de l'arc envoie vers l'intérieur un petit bec osseux qui marque peut-être la limite inférieure de l'ossification enchondrale qui unissait les deux parties de l'arc neural (fig. 37 A).

III.2.4. — *Vertèbres post-pelviennes* (fig. 38, 39, 40, 41 ; pl. XX A à F, M, N).

Les trois premières vertèbres qui suivent la zone pelvienne sont à peu près similaires des prépelviennes à cette différence près qu'elles ont tendance à s'ouvrir selon l'échancrure notochordale pour prendre progressivement l'allure en V des vertèbres caudales chez certains individus (fig. 38 A, 38 B ; pl. XX B).

A la suite de ces vertèbres de structure intermédiaire deux phénomènes principaux vont se manifester de l'avant vers l'arrière dans les vertèbres caudales proprement dit : d'une part l'apparition d'arcs hémaux s'insérant sur le bord inféro-postérieur de l'intercentre (corps vertébral) et d'autre part la réduction d'importance de cet intercentre qui se réduira dans les derniers segments de la queue à un ossicule d'insertion de l'arc hémal.

III.2.4.1. — *Corps vertébral ou intercentre.*

Dans les premières vertèbres caudales l'intercentre a d'abord une forme très voisine de celle qu'il a dans les vertèbres prépelviennes puis il tend à devenir progressivement cunéiforme. Il présente alors une face inférieure aplatie parcourue antéro-postérieurement par une gouttière médiane plus ou moins losangique (insertion probable des ligaments intervertébraux inférieurs).

Les faces latérales sont légèrement pincées vers le bas. Elles ont une forme triangulaire et ne présentent qu'une plage étroite de tissu osseux lisse galbée en gouttière verticale et un peu déportée vers l'avant (fig. 38 C, 38 E ; pl. XX A, XX M et N). Le bord postérieur et le sommet de la face latérale sont mousses et rugueux. Ils marquent les limites d'une coque cartilagineuse qui s'insérait sur l'intercentre, surtout développée en arrière et en haut, assurant la liaison, en haut, avec l'arc neural, en haut et en arrière avec le pleurocentre, en arrière avec le disque intervertébral.

— *Face postérieure de l'intercentre.* Elle a une forme en V (fig. 38 B). Cette face est fortement inclinée vers le haut et l'avant. Le fond du V se situe pour les premières pelviennes à environ l'union du tiers supérieur et du tiers moyen de la hauteur vertébrale. Cette échancure correspond à la trace de la notochorde.

— *Face antérieure.* On retrouve à peu près le même schéma. Elle est moins inclinée vers le haut et l'arrière que la face postérieure ne l'est vers le haut et l'avant.

Les transformations subies par le corps vertébral tout au long de la partie postérieure du rachis ne modifieront pas ce schéma de base. Le V notochordal tendra à s'ouvrir davantage dans les vertèbres postérieures. La fossette losangique de la face inférieure (fig. 39 A ; pl. XX B, XX N) deviendra plus profonde. Dans les toutes dernières vertèbres le V est très ouvert, presque plat (fig. 39 C, 40). L'intercentre vestigial des derniers segments a grossièrement la forme d'un tétraèdre (fig. 39 C, 39 E, 40 ; pl. XX F) à faces triangulaires égales deux à deux : les faces antérieure et postérieure d'une part, les faces latérales d'autre part. L'arrête inférieure serait assez large pour y loger la dépression longitudinale d'insertion du ligament caudal inférieur (fig. 39 E).

— *L'os chevron* annexé à l'intercentre se différencie sans transition entre la deuxième et la quatrième vertèbre qui suivent la zone pelvienne. Les deux parties latérales de l'arc hémal s'insèrent sur

Source : MNHN, Paris

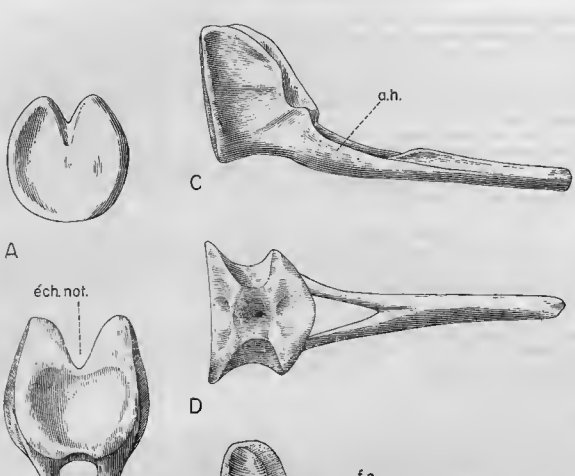


Fig. 38. — Vertèbres post-pelviennes de *Metoposaurus ouazzoui*. (Premières caudales).

A. Centre vertébral d'une des premières vertèbres post-pelviennes, sans arc hémal. — B. Centre vertébral d'une vertèbre plus postérieure, avec arc hémal. — C. Vue latérale d'une vertèbre caudale. — D. Vue supérieure d'une vertèbre caudale. — E. Vue latérale d'une vertèbre caudale.

Ab. — a.h. : arc hémal ; éch. not. : échancrure notochordale ; f.c. : facette costale.

les côtés de la dépression médiane déjà décrite (fig. 39 A ; pl. XX B) sur la face inférieure. Cette insertion est forte et occupe toute cette face inférieure, laissant cependant entre ses deux branches le canal hémal. L'arc se dirige vers l'arrière en dessinant une courbe à concavité supérieure (fig. 38 C, 38 E). Il va en se rétrécissant après que les deux parties latérales se soient jointes pour former ce que j'appellerait l'apophyse hémale. La coupe transversale de l'apophyse hémale est losangique d'abord, les dernières apophyses hémales ayant une coupe à peu près circulaire. Les premières apophyses hémales sont parcourues en bas comme en haut par des carènes dont la hauteur va en diminuant sur les vertèbres successives (fig. 38 C). Les apophyses sont longues, recouvrant par en-dessous le corps vertébral suivant et encore le suivant jusqu'à la naissance de son arc hémal environ. Les deux branches d'origine de l'arc

Source : MNHN, Paris

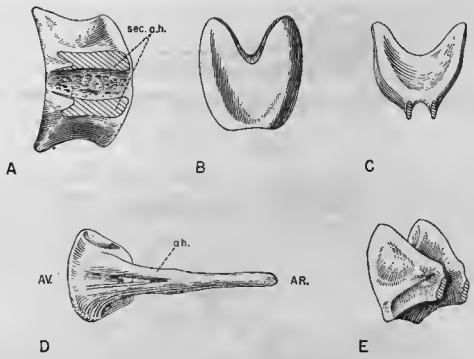


FIG. 39. — Vertèbres caudales de *Metaposaurus ouazzoui*.

A. Face inférieure de l'intercentre après résection de l'arc hémal. — B. Face antérieure de l'intercentre d'une vertèbre sans arc hémal. — C. Face postérieure de l'intercentre d'une vertèbre caudale située plus en arrière que celle figurée en A et B. — D. Face inférieure de cette même pièce. — E. Vue du côté gauche et de l'arrière de la même vertèbre après résection de l'arc hémal.

Ab. — a.h. : arc hémal ; sec.a.h. : section de l'arc hémal.

hémal sont des lames aplaties latéralement. L'apophyse hémale se termine par une extrémité arrondie ou légèrement aplatie.

Le centre vertébral, même muni d'un arc hémal, porte au-dessus de la naissance de ce dernier, sur son bord postéro-latéral, une apophyse costale. C'est au moins valable en ce qui concerne les premières vertèbres caudales (fig. 38 E ; pl. XX A).

III.2.4.2. — *L'arc neural.*

L'arc neural des vertèbres caudales était entièrement flottant, sans connexion osseuse avec l'intercentre. Notons cependant qu'un pleurocentre existait probablement dans les premières vertèbres caudales. Pour celles-là une certaine cohésion des trois éléments vertébraux existait encore. Il n'est pas possible de préciser jusqu'à quelle vertèbre caudale existait un pleurocentre.

Sa forme est celle d'une baguette cylindrique parfois terminée en massue à son extrémité supérieure et se terminant en fourche à branches aplaties latéralement à son extrémité inférieure (fig. 41 ; pl. XX C et D). On peut en effet lui distinguer : deux lames latérales et une apophyse épineuse.

Les arcs neuraux des vertèbres caudales sont en général très mal conservés, ce qui est dû à leur séparation rapide du squelette dans des conditions de fossilisation un tant soit peu agitées tout autant qu'à la fragilité des lames et de l'apophyse.

— *Les lames.* Chaque lame s'inscrit dans un demi-cercle (fig. 41 B ; pl. XX C). Disposées en toit de tente elles s'affrontent l'une l'autre par la partie antérieure de leur bord diamétral, l'apophyse épineuse s'insérant sur la partie postérieure du bord diamétral. En avant, la jonction du bord périphérique demi-circulaire et du bord diamétral est marquée par une encoche sur chaque lame (fig. 41 B, 41 C ; pl. XX D). Cette encoche peut témoigner d'une trace d'articulation avec l'apophyse épineuse de la

Source : MNHN, Paris

Fig. 40. — *Metoposaurus ouazzoui*. Intercentre (centre vertébral) d'une des dernières vertèbres caudales en vue latérale et légèrement d'en haut.

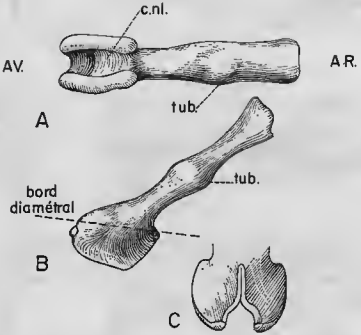


Fig. 41. — *Metoposaurus ouazzoui*. Arc neural d'une vertèbre caudale.

A. Vue ventrale. — B. Vue latérale de l'arc neural en place. — C. Vue antérieure de l'extrémité inférieure de l'arc neural.

Ab. — AR. : arrière ; AV. : avant ; c.nl. : canal neural ; tub. : tubercule.

vertèbre précédente ou être le témoin du passage du canal neural entre les deux lames. Le bord semi-circulaire de chaque lame est légèrement extroversé. Il portait les traces de l'existence d'une coque cartilagineuse. Sur le fossile l'espace compris entre les deux faces inférieures des deux lames est vide. Sur le vivant l'arc neural des vertèbres caudales protégeait, partiellement au moins, la moëlle en avant, les filets nerveux caudaux en arrière.

— *L'apophyse épineuse* se différencie à l'angle postéro-supérieur des deux lames réunies (partie postérieure du bord diamétral). Il semblerait que cette apophyse aille en s'élargissant vers son extrémité distale, terminée plus ou moins en massue. Au milieu de cette apophyse on note un épaississement ou bien encore des tubercules antérieur et postérieur (fig. 41 B ; pl. XX C et D). Ces reliefs servaient probablement d'insertion à des muscles extenseurs des neurapophyses. On peut envisager l'existence sur l'animal vivant d'une queue haute et plate munie d'une lame natatoire dorsale que l'animal aurait pu relever dans l'eau et laisser reposer sur terre, cette lame ayant néanmoins une épaisseur non négligeable puisqu'elle aurait englobé la neurapophyse et les muscles s'y insérant. On peut remarquer en effet que le bord périphérique des lames de l'arc neural présente tout à fait l'aspect des surfaces articulaires des os de membre et la forme circulaire de ces lames laisse bien imaginer une articulation en poulie à ce niveau, la poulie étant constitué en ce cas par une gorge cartilagineuse dans l'emballage des pièces vertébrales osseuses.

Source : MNHN, Paris

En ce qui concerne la partie ventrale de la queue on conçoit davantage une sole caudale assez large car les os chevron se recouvrant les uns les autres la partie ventrale du rachis présente une certaine épaisseur, épaisseur à laquelle s'ajoutait celle des muscles prenant leur insertion sur ces éléments osseux.

IV. — DESCRIPTION DES CÔTES

IV.1. — Généralités.

Les côtes sont présentes tout au long de la colonne vertébrale, y compris dans la partie antérieure de la queue. Il est possible d'en distinguer plusieurs types bien que ces distinctions soient un peu arbitraires, les transformations se faisant progressivement tout au long du rachis. Ce sont les côtes des plus grands spécimens qu'il est le plus aisé de répartir en groupe distincts. C'est ainsi que le grand spécimen XIII/12/65 (1) (pl. XXXII) a beaucoup servi dans cette description. Son squelette post-céphalique a malheureusement subi quelques déformations et les os quelques déplacements. Il est donc difficile d'y affirmer la place exacte (disons à un segment près) des côtes décrites. Je m'efforcerai de rappeler chaque fois cette marge d'incertitude.

IV.2. — Côte dite « cervicale » (fig. 42 ; pl. XXI I et J).

C'est la côte qui s'articule avec la deuxième vertèbre. La tête costale est bifide, chaque branche se terminant par une facette articulaire. Sur le vivant les deux têtes étaient situées l'une au-dessus de l'autre dans un plan transversal. L'orientation de la côte en découle.

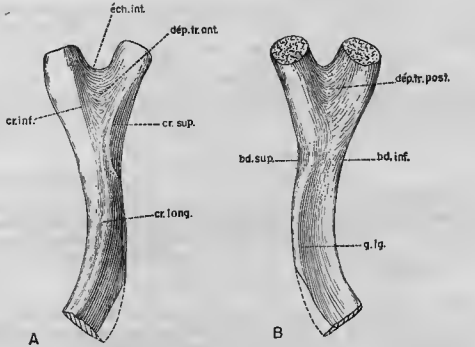


Fig. 42. — *Metoposaurus ouazzoui*. Côte cervicale gauche du spécimen XIII/12/65.

A. Face antérieure. — B. Face postérieure.

Ab. — bd.inf. : bord inférieur ; bd.sup. : bord supérieur ; cr.inf. : crête inférieure ; cr. sup. : crête supérieure ; cf. long. : crête longitudinale ; dép.tr.ant. : dépression triangulaire antérieure ; dép.tr.post. : dépression triangulaire postérieure ; éch.int. : échancrure interne ; g.lg. : gouttière longitudinale.

Source : MNHN, Paris

Dans le plan transversal elle est affectée de deux concavités successives, l'une, interne, vers le haut, l'autre, externe, vers le bas. En outre la côte est dans son ensemble légèrement concave vers l'arrière.

Je lui décrirai une extrémité interne et un corps. L'extrémité externe manque sur la côte dont je dispose pour cette description. Il s'agit d'une côte gauche d'un grand spécimen XIII/12/65 (1). L'observation de côtes cervicales incomplètes en connexion avec le rachis, sur des petits spécimens, semble montrer que l'extrémité distale des côtes cervicales était en palette, comme sur les côtes venant après. La mauvaise conservation des côtes cervicales et de celles qui suivent immédiatement tient au fait qu'elles se situent au-dessus des lames d'insertion des processus rétroclaviculaires. Lorsqu'au cours de la putréfaction puis de l'ensevelissement le crâne et le rachis antérieur s'affaissent sur le plastron ventral, ou bien les extrémités distales des premières côtes se cassent au niveau des structures dorsales des clavicules, ou bien elles vont se loger sous ces mêmes structures et leur dégagement est alors difficile, ou bien encore elles s'enchevêtrent avec les os de la ceinture scapulaire.

IV.2.1. — *Extrémité interne.*

Elle est bifide, faite grossièrement de deux apophyses cylindriques en V se réunissant pour former le corps de l'os. Une lame osseuse fine relie les deux apophyses.

IV.2.1.1. — *Face antérieure* (fig. 42 A, pl. XXI J).

— L'apophyse inférieure porte une crête aiguë qui s'efface dès la partie proximale du corps de l'os.

— Au-dessus, existe une dépression triangulaire dont le bord interne, entre les deux apophyses articulaires, forme une profonde encoche.

— Au-dessus de cette dépression l'apophyse articulaire supérieure porte également une crête tranchante qui se poursuit sur le corps de l'os où elle s'infléchira vers le haut pour rejoindre le bord dorsal de la côte.

IV.2.1.2. — *Face postérieure* (fig. 42 B ; pl. XXI I).

Elle ne porte aucune structure particulière si ce n'est la dépression triangulaire postérieure existant entre les deux branches articulaires.

IV.2.2. — *Corps de l'os.*

IV.2.2.1. — *Face antérieure.*

Elle est parcourue par une crête longitudinale qui prend naissance médialement sous la crête supérieure provenant de l'apophyse supérieure. La crête longitudinale s'infléchit peu à peu vers le bord inférieur de l'os en se renforçant au milieu du corps de l'os. Distalement, entre cette crête et le bord inférieur, existe une gouttière étroite.

IV.2.2.2. — *Face postérieure.*

Elle est plane, parcourue seulement par une faible gouttière longitudinale qui longe le bord supérieur de la côte.

IV.2.2.3. — *Bords inférieur et supérieur.*

Ils sont tranchants.

Source : MNHN, Paris

IV.2.3. — *Facettes articulaires.*

Les deux facettes articulaires sont sensiblement circulaires. On se rappelle que c'était également le cas des facettes articulaires costales de la deuxième vertèbre (fig. 33).

IV.3. — Type costal représenté par les trois côtes qui suivent la côte cervicale (fig. 43 ; pl. XXI A et B).

On peut distinguer dans ce type de côte deux parties, proximale et distale, aplaties dans le même sens et reliées par une partie rétrécie située à peu près au milieu de l'os. L'ensemble dessine un S peu fermé. La première concavité du S (proximale) est dirigée vers l'arrière et un peu vers le haut, la concavité distale vers l'avant et un peu vers le bas. L'axe de la côte est supposé orienté de haut en bas, à 45° environ, dans un plan sensiblement transversal. Je décrirai successivement la partie proximale, la partie distale et la partie intermédiaire.

IV.3.1. — *Partie proximale.*

Elle est aplatie selon un plan dont la pente serait dirigée du haut et de l'intérieur vers l'avant et le dehors. Elle a une forme triangulaire, la petite base s'articulant avec les facettes vertébrales correspondantes par deux facettes faisant entre elles un angle obtus très ouvert (fig. 43 A). La facette postéro-supérieure est un peu plus importante que la facette antéro-inférieure.

IV.3.1.1. — *Face dorsale* (fig. 43 A ; pl. XXI A).

Elle montre les reliefs suivants :

— Médialement existe une dépression triangulaire correspondant à la jonction des deux facettes d'articulation costo-vertébrales (fig. 43 A : dép.tr. et pl. XXI A : dép.dors.int.).

— Distalement existent deux crêtes longitudinales bien marquées. L'une commence un peu plus médialement que l'autre, c'est l'antérieure qui longe le bord antérieur de l'os (fig. 43 A : cr.ant.) en déterminant avec lui une gouttière antérieure (fig. 43 K : g.ant.) assez courte ; l'autre crête longe le bord postérieur de la côte (fig. 43 A : cr.post.) en formant avec lui une gouttière postérieure semblable à la précédente (fig. 43 A : g.post.).

IV.3.1.2. — *La face ventrale* (fig. 43 B ; pl. XXI B).

La face ventrale présente une dépression longitudinale triangulaire (fig. 43 B : dép.vent.) séparant deux parties latérales convexes qui correspondent aux deux facettes articulaires. Le bord antérieur est tranchant, le bord postérieur arrondi.

IV.3.2. — *Partie distale.*

Elle est largement étalée, plus épaisse antérieurement que postérieurement, de forme grossièrement trapézoïdale. La face dorsale est convexe dans son ensemble. Le bord postérieur de la partie proximale de la côte se prolonge distalement par une crête sur la face ventrale de la côte. Cette crête est légèrement arquée. Elle vient mourir à l'angle postéro-externe de la côte (fig. 43 B : cr.ob.vent.). En arrière de cette crête se trouve une expansion lamellaire de la côte limitée par une convexité du bord postérieur vers l'arrière. La face ventrale de cette expansion est déprimée (fig. 43 B : dép.vent.post.). En avant de cette crête une faible dépression (dép.vent.dist.) occupe le reste de la face ventrale de la

Source : MNHN, Paris

côte. L'expansion lamellaire de la partie postérieure de la côte rappelle de façon atténuée les apophyses uncinées d'*Eryops*. Elle a été nommée lame uncinée (l.unc.) sur la figure 43 A.

Le bord postérieur de la partie distale est droit.

La coupe de l'os est elliptique, allongée, plus large en avant qu'en arrière.

IV.3.3. — *Partie intermédiaire ou corps de la côte.*

Cette partie est courte, étroite et de section à peu près losangique. Elle fait transition entre les traits structuraux rencontrés dans les deux moitiés extrêmes.

Sa face dorsale est parcourue par une forte crête mousse (dôme dorsal) faisant suite à la crête postérieure de la face dorsale de la partie proximale de la côte (fig. 43 A : dôme dors.).

Sa face ventrale est parcourue par la crête oblique ventrale déjà décrite avec les parties proximale et distale de la côte (fig. 43 B : cr.ob.vent.).

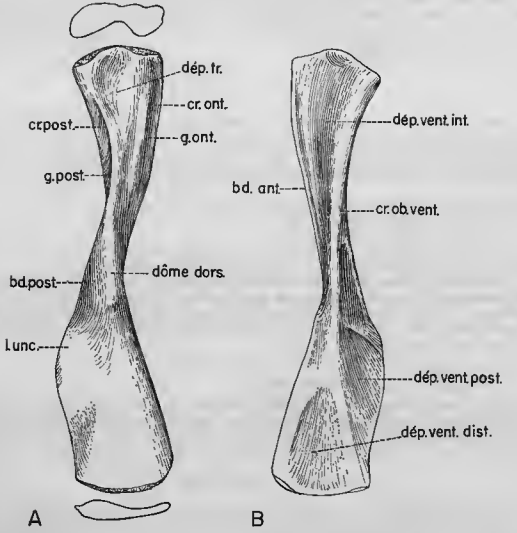


FIG. 43. — *Metoposaurus ouazoui*. Type costal antérieur. Côte gauche.
A. Face ventrale. — B. Face dorsale.
Ab. — bd.ant. : bord antérieur; bd.post. : bord postérieur; cr.ant. : crête antérieure; cr.ob.vent. : crête oblique ventrale; cr.post. : crête postérieure; dép.tr. : dépression triangulaire; d.p.vent.dist. : dépression ventrale distale; dép. vent.int. : dépression ventrale interne; dép.vent.post. : dépression ventrale postérieure; dôme dors. : dôme dorsal; g.ant. : gouttière antérieure; g.post. : gouttière postérieure.

Source : MNHN, Paris

IV.4. — Type costal rencontré entre la cinquième et la dixième vertèbres (fig. 44 ; pl. XXI C et D).

— On y retrouve les principaux caractères morphologiques décrits dans le type précédent, en particulier avec la face dorsale.

— On peut aussi y distinguer une partie proximale, une partie distale en palette, ainsi qu'une partie intermédiaire rétrécie par rapport aux deux autres.

— Dans son ensemble la côte est légèrement concave vers l'avant. Il existe aussi une concavité ventrale davantage marquée que sur le type costal antérieur.

IV.4.1. — *Partie proximale.*

Sa section dorsale est plus ou moins quadrangulaire. C'est dû à la grande importance des crêtes antérieure et postérieure déjà décrites dans le type précédent.

IV.4.1.1. — *Face dorsale.*

Médialement elle est proportionnellement moins large que dans le type précédemment décrit. Elle est étroite du côté externe. La dépression triangulaire dorsale (g.dors. : pl. XXI D) est très allongée. Les deux crêtes antérieure et postérieure étant très saillantes les gouttières antérieure et postérieure sont dans des plans presque perpendiculaires à celui de la face dorsale. Distalement les deux crêtes convergent pour former le dôme dorsal de la partie intermédiaire.

IV.4.1.2. — *Face ventrale.*

On y retrouve la dépression ventrale (dép.vent. : fig. 44 A), mais courte. Ventralement le bord de la facette articulaire postéro-supérieure est marqué par un bourrelet qui cerne en avant la dépression ou gouttière ventrale.

IV.4.1.3. — *Face articulaire.*

La forme de la face articulaire est celle d'un chiffre huit très dissymétrique (fig. 44 B ; pl. XXI C). Elle s'articule en effet sur le rachis par deux facettes jointives, la facette postéro-supérieure étant nettement plus importante que l'autre.

IV.4.2. — *Partie distale.*

Cette partie externe est arquée, son bord postérieur étant convexe vers l'arrière, surtout dans sa partie la plus proximale. Sa face dorsale est convexe d'avant en arrière. Sa face ventrale est déprimée de façon correspondante : elle est concave d'avant en arrière. Elle ne présente pas de caractère particulier. Au contraire il y a une certaine simplification des structures rencontrées dans le type costal précédent.

Le bord antérieur est mousse, épais. Le bord postérieur est tranchant.

La coupe transversale de cette extrémité est semi-elliptique.

La face dorsale est lisse.

La face ventrale est déprimée par une gouttière longitudinale qui s'atténue distalement. On ne rencontre pas ici la crête oblique observée sur la face ventrale du type costal précédent.

Source : MNHN, Paris

IV.4.3. — *Partie intermédiaire ou corps de l'os.*

Sa section est à peu près triangulaire. Le bord dorsal est très arrondi (dôme dorsal) ainsi que le bord antérieur. Le bord postérieur est tranchant. La face ventrale du corps de la côte est parcourue par une faible crête mousse qui se perd distalement dans le bord antérieur.

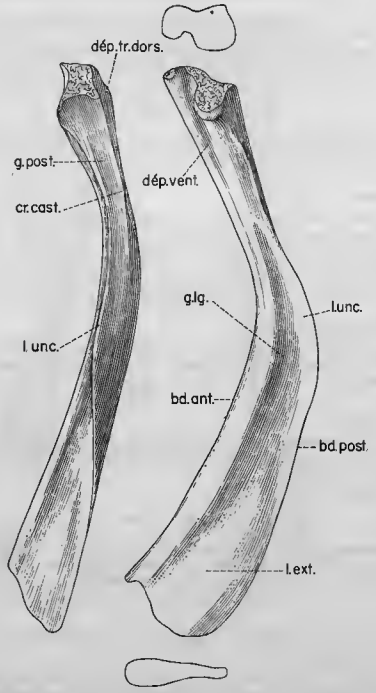


Fig. 44. — *Metoposaurus ouazzoui*. Type costal rencontré entre la cinquième et la dixième vertèbres (côte droite).
A. Vue postérieure. — B. Face ventrale.
Ab. — Comme pour la figure 43 avec, en plus : dépt.tr.post. : dépression triangulaire dorsale ; l.ext. : lame externe ; l.unc. : lame uncinée ; g.lg. : gouttière longitudinale.

Source : MNHN, Paris

IV.5. — Type costal distingué entre la onzième et la dix-huitième vertèbres (fig. 45 ; pl. XXI E et F).

On retrouve ici le même plan d'articulation costo-vertébral et les mêmes courbures fondamentales (avec accentuation de la courbure dans le plan transversal et atténuation de la courbure antéro-postérieure en S. Certains des traits structuraux se retrouvent aussi. Les différences essentielles sont les suivantes :

L'extrémité proximale est relativement plus large et l'extrémité distale relativement moins large que dans le type précédent. L'aplatissement relatif est plus marqué proximalement et moins marqué distalement que dans le type précédent. Le corps de l'os est plus long, plus aplatie dorso-ventralement que dans le type précédent.

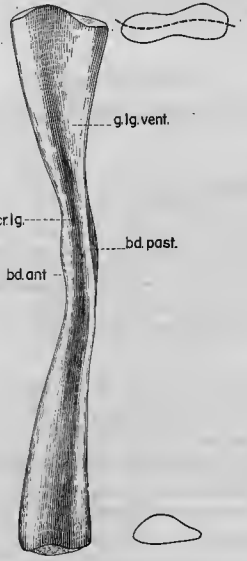


Fig. 45. — *Metoposaurus ouazzoui.*
Type costal distingué entre la onzième et la dix-huitième vertèbres. Côte droite.
Ab. — Comme pour les figures précédentes, avec en plus : g.lg.vent. : gouttière longitudinale ventrale.

Source : MNHN, Paris

IV.5.1. — *Partie proximale.*

IV.5.1.1. — *Face dorsale.*

Elle est parcourue par la gouttière triangulaire habituelle (dép.dor.prox. : pl. XXI F), assez courte dans ce type costal. On note la présence de deux petites crêtes étroites, l'antérieure plus médiale que la postérieure, qui encadrent l'extrémité distale de la gouttière.

IV.5.1.2. — *Face ventrale* (fig. 45).

Elle est légèrement déprimée par la partie proximale de la gouttière longitudinale (g.lg.vent.) qui se poursuivra jusqu'à l'extrémité distale de l'os.

IV.5.1.3. — *Les deux bords.*

Les deux bords sont mousses.

IV.5.2. — *Corps de l'os.*

Il est affecté d'une forte courbure dans un plan dorso-ventral, la concavité étant dirigée vers le bas.

IV.5.2.1. — *Face dorsale.*

Le dôme dorsal est ici fortement marqué.

IV.5.2.2. — *Face ventrale.*

Antérieurement, à l'aplomb du bord antérieur, un fort relief longitudinal affecte cette face, effaçant du même coup le bord antérieur. Postérieurement la gouttière ventrale de l'extrémité proximale se prolonge, devenant plus étroite mais plus profonde. Le bord postérieur est tranchant.

IV.5.3. — *Partie distale.*

IV.5.3.1. — *Face dorsale.*

Elle est pratiquement dépourvue de relief, à peu près plane.

IV.5.3.2. — *Face ventrale.*

Elle est constituée :

— En avant par un fort relief mousse longitudinal qui fait suite à celui du corps de la côte, s'élargissant ici considérablement.

— En arrière par la prolongation de la gouttière longitudinale, ici réduite à une ride qui longe le bord postérieur de l'os et s'estompe avant l'extrémité distale.

IV.5.3.3. — *Bords et extrémité.*

Le bord postérieur est tranchant. Le bord antérieur l'est un peu moins.

La section de l'extrémité distale est ovalaire. Le côté ventral de la section est plus arrondi que le côté dorsal.

Source : MNHN, Paris

IV.6. — Côtes caudales.

IV.6.1. — *Généralités.*

La forme générale des premières côtes caudales est en virgule ou en crochet (fig. 46 ; pl. XXf G, H, M, N. O, P). On peut difficilement affirmer que les côtes aient existé jusque dans les derniers segments caudaux, aucun squelette ne les ayant conservées par-delà la quatrième vertèbre post-pelvienne. Leur liaison avec le rachis devait être particulièrement faible et elles étaient assurément parmi les premiers éléments caudaux squelettiques à se détacher avant fossilisation. D'après des restes très parcellaires et déconnectés il semble que tout en diminuant vite de dimension il ait pu en exister à l'état de petites aiguilles osseuses presque dépourvues de courbure assez loin dans la partie distale de la queue. On peut penser qu'elles servaient d'attache à des muscles caudaux segmentaires.

On peut décrire deux parties dans une côte caudale : une tête d'abord, qui occupe environ les deux cinquièmes proximaux de la côte, un corps ensuite, occupant les trois cinquièmes distaux.

IV.6.2. — *Tête costale.*

La coupe transversale de son extrémité proximale présente trois angles et trois côtés (fig. 46 A). L'un des côtés est sensiblement droit les deux autres sont déprimés.

La face articulaire de la côte portait, comme les autres os longs, une coque cartilagineuse de forme difficile à préciser sur le fossile.

L'orientation des côtes caudales les plus différenciées est rendue difficile par le fait qu'aucune d'entre elles n'a été trouvée en connexion avec le rachis. Après comparaison avec les petites côtes caudales incomplètes qui ont été trouvées en connexion, comme avec les traits structuraux principaux des côtes pré-pelviennes je crois pouvoir proposer sous réserve l'orientation adoptée dans la description suivante ainsi que sur les illustrations qui l'accompagnent (fig. 46 ; pl. XXI G, H, M, N, O, P).

La côte décrite serait une côte droite et nous aurions dès lors :

IV.6.2.1. — *Une face postéro-supérieure.*

Une face postéro-supérieure relativement plane portant deux petites crêtes d'attaches musculaires (fig. 46 B : ins.mus.) en forme de virgule. A l'union du corps et de la tête la face décrite s'orienterait selon un plan dirigé davantage vers le haut que vers l'arrière.

IV.6.2.2. — *Une face antéro-supérieure.*

Elle est déprimée par une dépression triangulaire qui en prend presque toute l'extension. Le bord supérieur de ce triangle, au moins sur la côte décrite, forme un repli avec lamelle osseuse surplombant la face décrite sur un millimètre de largeur. Il s'agissait probablement d'une insertion musculaire importante. Cette face se fond dans le bord antérieur du corps costal à son extrémité distale (fig. 46 A ; pl. XXI H).

IV.6.2.3. — *Une face inférieure.*

Une face inférieure, également déprimée selon une aire triangulaire, moins profonde cependant que celle qui vient d'être décrite.

Du fait de l'existence des concavités des deux dernières faces le bord antérieur est mince. Les concavités décrites déterminent la forme de cette extrémité : antérieurement une lamelle étroite et postérieurement la masse principale de la tête costale.

Source : MNHN, Paris

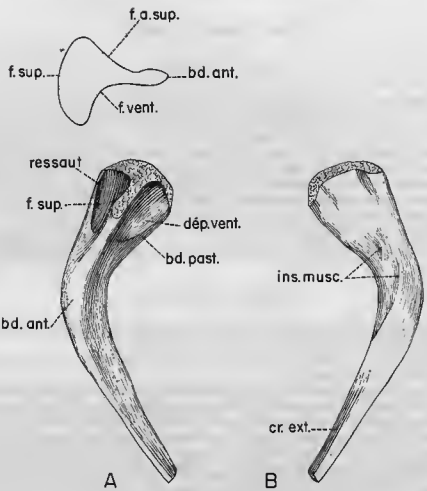


Fig 46. — *Metoposaurus ouazzoui*. Côte caudale droite.
A. Vue antérieure. — B. Face postéro-supérieure.
Ab. — Comme pour figures précédentes, avec en plus : f.a.sup. : face antéro-supérieure ; f.sup. : face supérieure ; f.vent. : face ventrale ; ins.musc. : insertions musculaires.

IV.6.3. — *Corps de la côte.*

Il se termine distalement en pointe. Il est aplati dorso-ventralement (une face dorsale, une face ventrale), est légèrement caréné sur sa face dorsale, légèrement déprimé sur sa face ventrale.

IV.7. — Côtes transverses ou sacrées.

IV.7.1. — *Généralités.*

Chez *Metoposaurus ouazzoui*, existe de chaque côté du rachis pelvien une côte transverse. Cette côte s'articule avec le rachis, en haut et en avant, avec l'ilion, en bas et en arrière. Les côtes transverses sont des os courts, de longueur comparable à celle de l'ilion (fig. 47 ; pl. XXI K et L). Plus grandes et plus trapues, elles se différencient nettement des côtes adjacentes. Bien que l'on retrouve en elles les éléments structuraux essentiels des autres côtes, leur morphologie est néanmoins différente. La sec-

Source : MNHN, Paris

tion transversale est différente selon le niveau où elle est pratiquée : en huit à l'extrémité proximale elle est triangulaire vers le milieu du corps de l'os et presque circulaire à l'extrémité distale.

L'os est courbe et présente deux concavités : l'une, faible, dirigée vers l'arrière, l'autre, forte, vers le bas (fig. 47 B ; pl. XXI L).

On peut distinguer deux faces pour l'extrémité rachidienne (dorsale et ventrale), trois faces en ce qui concerne le corps de l'os (antéro-supérieure, postéro-supérieure et inférieure (ventrale)).

Je caractériserai morphologiquement les deux extrémités rachidienne et iliaque puis passerai à la description des différentes faces, bords et facettes articulaires qu'il est possible de reconnaître dans cet os.

IV.7.2. — *L'extrémité rachidienne.*

L'extrémité rachidienne est large (le rapport : largeur de l'extrémité rachidienne/longueur de la côte est égale à 1/2). Elle est aplatie dorso-ventralement et se compose de deux renflements, antérieur et postérieur, réunis par une partie intermédiaire médiane très mince (fig. 47 A et B). Sa section est en huit, profondément pincée au milieu, le pincement correspondant aux deux dépressions, ventrale et dorsale.

La côte se rétrécit rapidement en allant vers le dehors, l'arrière et le bas, selon la direction de la côte (fig. 47 B). Vers le milieu de sa longueur l'os a une largeur qui n'est plus que la moitié de celle qu'il a au niveau de la tête articulaire supérieure et sa section est alors triangulaire.

IV.7.3. — *L'extrémité externe ou iliaque.*

L'extrémité externe ou iliaque de l'os est trois à quatre fois moins large que la précédente et se termine de façon tronquée (fig. 47 B et C ; pl. XXI K). Sa section est alors approximativement circulaire ou ovalaire. Il semblerait que l'extrémité iliaque eût présenté une petite facette articulaire destinée à l'ilion. Cette facette est disposée obliquement, dirigée vers le dehors et un peu vers le haut, n'occupant que la partie dorsale de l'extrémité distale.

IV.7.4. — *Face dorsale* (fig. 47 C).

Elle présente une dépression triangulaire dont l'axe est celui de l'os. Les lèvres de cette gouttière confluent environ à l'union du tiers interne et des deux tiers externes de l'os sur une crête dorsale que je décrirai un peu plus loin.

Le flanc antérieur de la gouttière est parfois un peu plus large et un peu plus élevé que le flanc postérieur contre lequel il vient buter. En effet le flanc postérieur de la gouttière se transforme vers la moitié de la dépression triangulaire en ressaut abrupte qui se poursuit vers l'avant et l'extérieur par une crête oblique basse mais aiguë. Après avoir coupé la lèvre antérieure de la gouttière la crête oblique va se fondre dans le bord antérieur de l'os.

Sur le spécimen XIII/7/66 on observe les rugosités de la surface osseuse à l'endroit où la crête qui vient d'être décrite croise le renflement antérieur, traces probables d'insertions musculaires costo-vertébrales.

Le bord dorsal du corps de l'os se différencie environ au milieu de la longueur de l'os. C'est en fait une crête mousse qui demeure à peu près parallèle au bord antérieur de l'os.

IV.7.5. — *Face ventrale.*

Cette face est concave. Sur ses trois cinquièmes internes elle est profondément déprimée par une gouttière parallèle à l'axe de l'os (fig. 47 A : dépt.tr.vent.). Cette gouttière est étroite et d'égale largeur dans la moitié externe de l'os. Elle va en s'évasant vers l'extrémité interne. Elle est plus profonde que la gouttière dorsale.

Source : MNHN, Paris

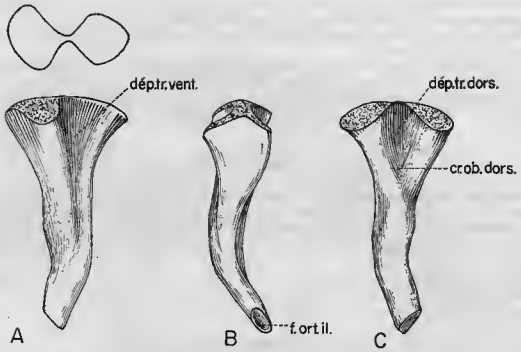


Fig. 47. — *Metoposaurus ouazzoui*. Côte transverse ou sacrée. Droite.
A. Face ventrale. — B. Vue antérieure. — C. Face dorsale.
Ab. — cr.ob.dors. : crête oblique dorsale ; dép.tr.dors. : dépression triangulaire dorsale ; dép.tr.vent. : dépression triangulaire ventrale ; f.art.il. : face articulaire iliaque.

IV.7.6. — *Les bords.*

Ils sont mousses, mais le bord antérieur est parfois plus aigu que le postérieur. Ils s'épaississent considérablement du côté rachidien de la côte transverse.

V. — CEINTURE SCAPULAIRE ET MEMBRE ANTÉRIEUR

V.1. — Interclavicule.

V.1.1. — *Morphologie générale.*

L'interclavicule des Stégocéphales peut s'inscrire dans un losange irrégulier dont les deux côtés antérieurs seraient plus longs que les deux côtés postérieurs.

V.1.2. — *Face ventrale. Articulation claviculo-interclaviculaire.*

La plus grande partie de la face ventrale est ornementée. Ne l'est pas, de chaque côté, une zone bordière plus large en arrière qu'en avant, longeant les deux bords antéro-externe de la partie ornementée. Les deux zones non ornementées se rejoignent en avant pour former une languette qui prolonge la pointe ornementée de l'interclavicule (fig. 48, pl. XXII D et E). Les deux clavicules recouvraient par le dessous cette plage périphérique, lieu de l'articulation interclaviculo-claviculaire.

Source : MNHN, Paris

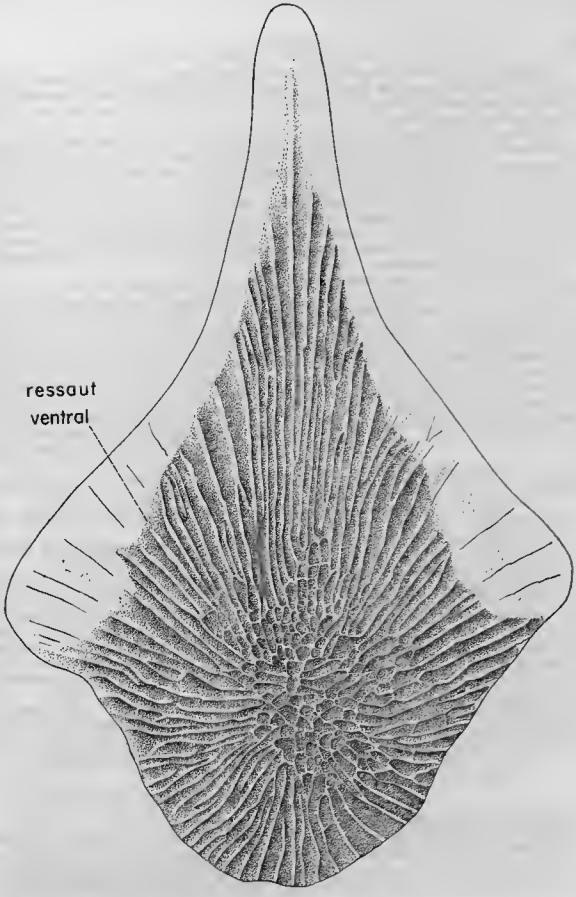


FIG. 48. — Reconstitution de l'interclavicule de *Metoposaurus ouazzoui*.
Face ventrale.

Source : MNHN, Paris

Le centre de radiation de l'os se situe à l'union du tiers postérieur et du tiers moyen de la partie ornementée, légèrement en arrière d'une ligne transversale joignant les extrémités postérieures des surfaces non ornementées. En avant de cette ligne l'aire ornementée est triangulaire, en arrière elle est plus ou moins semi-circulaire.

Les deux parties latérales non ornementées sont larges dans leur tiers postérieur, elles vont en se rétrécissant vers l'extrémité antérieure. En vue ventrale ces zones sont déprimées par rapport à la zone ornementée qui marque un ressaut ventral par rapport à elles, ressaut contre lequel venaient buter les deux clavicules en connexion avec l'interclavicule. Sur ce bord en relief de la plage ornementée par rapport aux aires latérales se remarquent une ou deux encoches, au niveau de la partie la plus large de chaque zone non ornementée. Cette dernière est marquée à cet endroit par de grosses rides transversales, surtout accusées en bordure de la partie ornementée. Les rides de la partie non ornementée, comme les encoches du ressaut median, devaient servir à l'attache des ligaments ou des fibro-cartilages de liaison claviculo-interclaviculaires.

On peut concevoir en effet l'articulation comme une amphiarthrose. Les surfaces articulaires étaient recouvertes de cartilage et réunies par un ligament interosseux et des ligaments périphériques. Il s'agit d'un système articulaire sans cavité synoviale. Un tel système ligamentaire inter-osseux, tout en étant très robuste, devait autoriser un certain nombre d'oscillations des clavicules sur les interclavicules, dans le sens vertical, en fonction des mouvements des ceintures. Par contre, les mouvements relatifs dans le plan horizontal devaient être impossibles si l'on en croit la configuration des surfaces en présence. Le verrouillage se faisait par le simple encastrement des os en présence et par leur liaison ligamentaire. En ce qui concerne les faibles oscillations en direction verticale, elles devaient être limitées par ce que l'on peut appeler des « freins de nutation » s'insérant au niveau des encoches de la plage ornementée. Cette mécanique articulaire peut se comparer sans doute à celle de l'articulation sacro-iliaque des Mammifères. En ce qui concerne l'espèce ici décrite, les moyens de liaison en présence devaient être :

— Le fibro-cartilage inter-osseux situé entre la plage non ornementée de l'interclavicule et la partie interne de la face ventrale de la clavicule qui recouvrait ventralement l'interclavicule.

— Un ligament interne principal entre les deux os, à l'angle le plus interne de l'engrenage claviculo-interclaviculaire.

— Un liseré ligamentaire entre le ressaut interclaviculaire et le bord interne de la clavicule.

On ne distingue aucune trace d'une capsule indépendante du système ligamentaire.

La languette non ornementée antérieure de l'interclavicule est rarement conservée. Lorsqu'elle l'est, elle présente un certain élargissement avant son extrémité (fig. 48 ; pl. XXII E). Elle est parcourue de légères rides rayonnant de l'arrière vers le devant. La longueur de cette plage antérieure non ornementée est environ le quart de celle de la partie ornementée de l'interclavicule. Alors qu'un ressaut brutal sépare latéralement les plages ornementée et non ornementées, en avant au contraire le passage se fait progressivement et certaines des plus grosses crêtes, les plus proches de la ligne sagittale, s'atténuent progressivement en passant de l'arrière vers l'avant sur la languette antérieure non ornementée (fig. 48 ; pl. XXII E).

L'extrémité postérieure de la face ventrale de l'interclavicule montre sur certains spécimens (par exemple pl. XXIV A) une atténuation de l'ornementation ou la superposition sur elle de traces d'insertion. Nous verrons que nous en trouverons aussi sur la face dorsale à cet endroit. On peut attribuer ces traces aux marques d'insertion de certains faisceaux des muscles droits abdominaux.

V.1.3. — *Face dorsale.*

La face dorsale est plutôt convexe dans sa partie postérieure (en arrière du centre de radiation de l'os), plutôt concave ou plane dans sa partie antérieure (fig. 49).

Elle présente un bombement principal un peu en arrière du centre de radiation de l'os.

Deux bombements (ou éminences), formant entre eux un V très ouvert à pointe dirigée vers l'arrière vont du centre de radiation de l'os aux angles latéraux de l'interclavicule.

Source : MNHN, Paris

Fig. 49. — Reconstitution de la face de l'interclaviculc de *Metoposaurus ouazzoui*.
Ab. — c.rad. : crête radiale ; t.no. : trou nourricier.

Un peu en arrière de la pointe du V décrit se situe une bosse d'insertion relié par une crête mousse à la pointe du V déjà décrit. De part et d'autre on remarque quelques trous nourriciers dont l'un est parfois beaucoup plus important que les autres.

En avant du centre de radiation, entre les deux branches du V décrit, se trouve une large dépression médiane.

Source : MNHN, Paris

V.1.4. — *Les bords.*

Il existe une grande variation du tracé des bords antéro-latéraux de l'interclavicule (voir description de la clavicule p. 127) et du ressaut interclaviculaire. La forme des bords postéro-latéraux est plus constante. Le bord postérieur de l'os porte des tubérosités et des encoches d'insertion, d'autant plus abondants que l'on se rapproche de la ligne médiane. De chaque côté, à l'union du tiers postérieur et du tiers moyen du bord postéro-latéral de l'interclavicule se trouve une zone d'insertion, le plus souvent marquée par un tubercule. Il s'agit probablement là de traces d'insertions de certains des muscles abdominaux, dont le droit probablement.

Sur la face dorsale, et le long de son bord antéro-latéral, existent d'autres rugosités ou crêtes d'insertion, moins marquées toutefois que sur le bord postérieur lui-même. Elles sont nettes surtout en bordure de l'élargissement latéral de la zone de recouvrement de l'interclavicule par la clavicule.

V.1.5. — *Variations et dissymétrie.*

Je viens de parler des grandes variations de forme des bords interclaviculaires (et corrélativement des bords internes des clavicules). Il faut souligner ici la dissymétrie prononcée fréquente des interclavicules (pl. XXIII B, XXIV A), si fréquente qu'elle pourrait paraître comme étant la règle. Deux explications de ce fait paraissent possibles.

— Il s'agit de dissymétrie réelle, ayant existé in vivo. Un argument en faveur de cette façon de voir peut être le fait que corrélativement les clavicules correspondante sont elles-mêmes dissymétriques mais également parfaitement adaptées par leur bord interne au ressaut interclaviculaire (fig. 50). Cela me parait être en effet le cas lorsque par ailleurs le plastron ventral ne porte en aucune

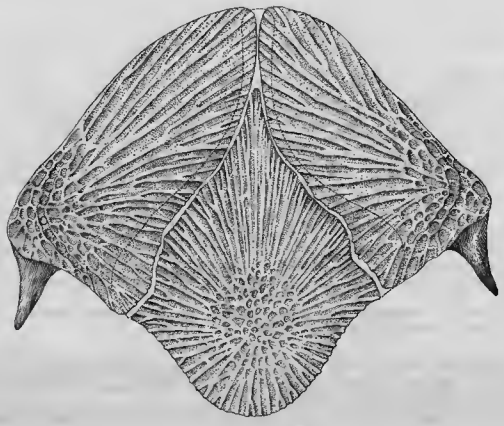


Fig. 50. — Plastron interclaviculo-claviculaire de *Metopesaurus ouazzoui* face ventrale.

Source : MNHN, Paris

façon des traces d'écrasement ou de déformations évidentes. On peut également faire valoir qu'aucun toit crânien ne présente une semblable dissymétrie. Or, d'un point de vue mécanique, c'est une table osseuse très comparable à une interclavicule.

— Il s'agit de déformations dues à la fossilisation. Cela paraît parfois évident devant certaines pièces particulièrement fissurées et c'est très plausible lorsque les clavicules ont été déplacées de leur articulation et amenées à chevaucher la partie ornementée de l'interclavicule.

Mais on peut faire resservir l'argument utilisé dans l'hypothèse précédente : s'il y a dissymétrie conjointe des pièces du système ventral c'est que sa plasticité et l'adéquation parfaite des trois pièces ont permis leur déformation harmonieuse.

V.2. — Clavicule.

V.2.1. — *Caractères généraux.*

Elle a grossièrement la forme d'un triangle rectangle dont l'angle droit serait postéro-externe, l'hypothénuse venant s'articuler avec le ressaut ventral de l'interclavicule. De cette plaque de base se détache un complexe dorsal qui part de l'angle postéro-externe et de la partie postérieure du bord externe, se dirige l'abord vers le dedans sous forme d'une lame de laquelle prend ensuite naissance le processus rétro-claviculaire lui-même, vers l'arrière et vers le haut. Je distinguerai donc pour cette description une plaque claviculaire basale, une lame basale du processus, et enfin le processus claviculaire lui-même.

V.2.2. — *Plaque claviculaire basale.*

V.2.2.1. — *Face ventrale.*

Ornementée comme la face correspondante de l'interclavicule la face ventrale de la clavicule est pratiquement plane sur toute sa surface (compte non tenu du relief de l'ornementation). Cependant elle devient convexe dans son angle postéro-externe, s'infléchissant vers le haut, l'arrière et l'extérieur pour former l'assise du processus rétro-claviculaire (fig. 51 B et C, pl. XXII A et B).

Le centre de radiation de la clavicule se situe dans l'angle postéro-externe, plus près du bord externe que du bord postérieur. Les stries et crêtes de radiation rayonnent de façon régulière vers le bord postérieur et surtout le bord interne (fig. 50, 51 A ; pl. XXII A).

Il existe un sillon sensoriel, situé à l'angle postéro-externe, quand il est observable ! Il dessine une courbe à concavité dirigée vers le dedans et un peu vers l'avant et passe par le centre de radiation de l'os. Il est constitué par un alignement régulier de fossettes allongées (fig. 51 A ; pl. XXII A).

V.2.2.2. — *Les bords.*

A) *Le bord externe* est deux fois à deux fois et demi plus long que le bord postérieur. Il est généralement droit.

B) *Le bord interne*, qui s'articule avec le ressaut ventral de l'interclavicule, est irrégulier. Il est dentelé par les terminaisons des crêtes de radiation qui constituent l' « ornementation » de la face ventrale. Il marque d'abord une convexité vers l'intérieur, s'engrenant dans la concavité la plus interne du ressaut de l'interclavicule (fig. 48, 50). Nous avons supposé plus haut (p. 124) qu'existait à cet endroit ce que l'on peut appeler un « frein ligamentaire » dont le rôle était d'empêcher les mouvements de latéralisation, d'écartement et de chevauchement, dispositif qui devaient augmenter la rigidité du bouclier ventral de ces animaux. Plus en avant il dessine au contraire une concavité vers le dedans, concavité qui correspond au relief inverse du ressaut de l'interclavicule. Il se poursuit ensuite vers l'avant de façon plus ou moins rectiligne, s'adaptant au tracé du ressaut interclaviculaire.

C) *Le bord postérieur* marque une concavité vers l'arrière.

Les irrégularités de tracé des bords sont en général plus accentuées sur les clavicules des plus grands individus.

Source : MNHN, Paris

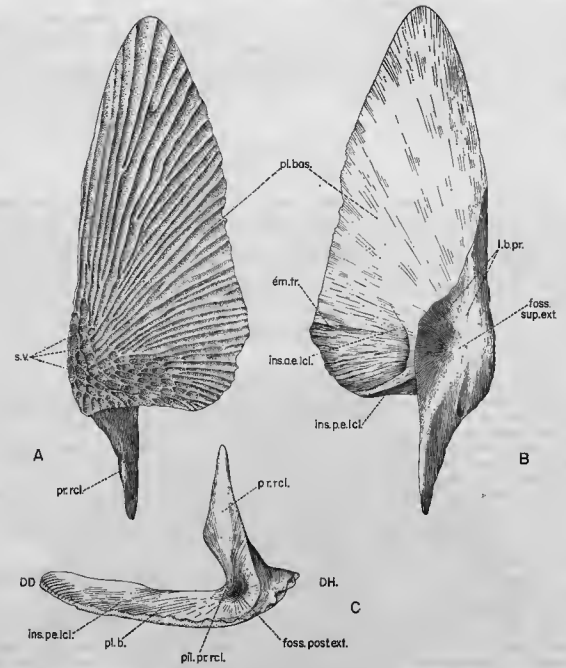


FIG. 51. — Clavicule droite de *Metoposaurus ouazzoui*. Reconstitution.

A. Face ventrale. — B. Face dorsale. — C. Vue postérieure.

Ab. — ém.tr. : éminence transverse ; foss.post.ext. : fossette postéro-externe ; foss.sup.ext. : fossette supéro-externe ; ins.a.e.lcl. : insertion antéro-externe de l'interclavicule ; ins.p.e.lcl. : insertion postéro-externe de l'interclavicule ; i.b.pr. : lame basale du processus rétroclaviculaire ; pil.pr.rcl. : pilier du processus rétroclaviculaire ; pl.b. : plaque claviculaire basale ; pr.rcl. : processus rétroclaviculaire ; s.v. : sillon ventral ; DD., DH. : dedans, dehors.

Source : MNHN, Paris

V.2.2.3. — *Face dorsale.*

La face dorsale est dépourvue d'ornementation. C'est chose du reste inutile à préciser puisque les reliefs de ce type sont toujours externes. Les stries de radiation sont bien visibles, surtout dans la moitié postérieure de l'os.

Après résection du processus et de sa lame basale, la surface de section se présente approximativement ainsi : en arrière, un peu en avant de l'angle postéro-externe de la clavicule, la section est plus ou moins trapézoïdale (section du pilier du processus). Cette attache est elle-même précédée en avant et avec continuité, par une surface d'insertion triangulaire très allongée (fig. 52).

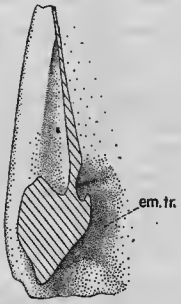


Fig. 52. — *Metoposaurus ouazzoui*, coupe de la lame basale d'insertion du processus rétroclaviculaire, du pilier du processus et du processus lui-même. Vue dorsale de la clavicule gauche.
Ab. — Em.tr. : éminence transverse.

Il existe deux reliefs importants dans la moitié postérieure de cette face de la clavicule :

a) Partant de l'insertion trapézoïdale du processus et se dirigeant transversalement vers l'intérieur jusqu'à la convexité principale du bord interne se situe une forte crête mousse ou éminence transversale (fig. 51 B).

b) Partant du même point et en arrière de l'éminence transversale existe une crête étroite à arête vive bordée en avant par une rainure. Elle rejoint médialement l'angle postéro-interne de la clavicule.

L'éminence transversale reçoit dorsalement une concavité de la surface d'insertion non ornementée de l'interclavicule. La crête postérieure venait s'articuler avec la partie la plus externe du bord postéro-externe de l'interclavicule en la bloquant postérieurement (fig. 50, 51 B ; pl. XXII B). Ce dispositif de pince constituait un deuxième frein ostéo-ligamentaire empêchant tout mouvement de la clavicule vers l'avant par rapport à l'interclavicule ou tout mouvement de rotation à axe transversal pour la clavicule. L'éminence transversale recevant la concavité correspondante de l'interclavicule contribuait au même effet.

Il semble donc bien que les seuls mouvements possibles de la clavicule par rapport à l'interclavicule, si toutefois il y eut des mouvements possibles, étaient ceux décrits plus haut à propos de la description de l'interclavicule (p. 124) : de légers mouvements de nutation, susceptibles de « plier » le plastron ventral autour de deux charnières qui étaient les bords externes de l'interclavicule. Une telle cour-

Source : MNHN, Paris

bure, d'ailleurs minime, du système ventral de la ceinture scapulaire se produisait peut-être lors de mouvements d'abduction extrême de l'humérus sur le scapulo-coracoïde et de ce dernier sur la paroi du tronc. Encore n'est-il pas sûr que le système clavicules-interclavicule n'ait pas été une synarthrose. Mais à l'encontre de cette dernière façon de voir vont :

— L'aspect des surfaces osseuses en rapport l'une avec l'autre : sans grandes aspérités ou crêtes d'insertion, lisse même, en ce qui concerne l'interclavicule.

— Un fait remarquable : les conditions de gisements semblent montrer que clavicules et interclavicules se séparaient rapidement après la mort.

V.2.3. — *Lame basale du processus et processus lui-même.*

On peut décrire l'ensemble de la plaque basale de la clavicule et du complexe rétroclaviculaire comme la pliure d'une seule plaque sur une charnière qui serait le bord externe de la clavicule (fig. 51 C).

La lame basale du processus, en vue dorsale, s'inscrit grossièrement dans un demi-cercle dont le diamètre serait la partie correspondante du bord externe de la clavicule. Le processus est un cône partant du centre de ce cercle, long d'environ deux fois le rayon du cercle, faisant avec le diamètre de ce cercle un angle de 45° environ. En réalité la lame basale s'étend un peu plus vers l'avant.

L'angle des deux plans, l'un celui de la plaque basale claviculaire elle-même, l'autre celui de la lame basale du processus, est extrêmement variable selon les individus et leur dimension. Il est également difficile d'apprécier la part de variation que l'on peut imputer au processus déformant de la fossilisation. L'examen des nombreuses clavicules recueillies dans le gisement XIII montre la grande importance de ces déformations qui affectent la direction du processus et l'angle des deux plans de la clavicule.

La lame basale du processus rétroclaviculaire est creusée sur la face dorsale par une dépression importante, la fosse supéro-externe (fig. 51 B, 54 C ; pl. XXII B) située juste en avant de la racine du processus. Lame basale et processus rétroclaviculaire dessinent une légère concavité d'ensemble vers le haut et le dehors, le processus ayant tendance à obliquer un peu vers l'extérieur chez certains individus.

En vue postérieure ou interne, dans l'angle interne de la plaque claviculaire basale et de la lame d'insertion du processus rétroclaviculaire, on observe une fossette postéro-externe (fig. 51 C, 54 B : foss.post.ext.).

En vue antérieure ou interne, dans le même angle, on observe une fossette antéro-externe (fig. 54 B : foss.ant.ext.).

Les 2 fossettes sont séparées par le pilier du processus rétro-articulaire (fig. 54 B : pil.pra.).

V. 3. — Cleithrum.

V.3.1. — *Généralités.*

Le cleithrum est un os rarement fossilisé, même dans une collection aussi abondante en spécimens que celle qui provient du gisement XIII. Lorsqu'il est conservé il est souvent détérioré à ses deux extrémités, l'une spatuliforme, l'autre conique, toutes deux fragiles. Il a une forme en S très ouvert et il est presqu'aisé de la confondre avec une côte, si peu que l'on connaisse mal sa morphologie. De ce fait on peut très bien ne pas attacher à son dégagement sur le terrain tous les soins nécessaires alors qu'il se trouve sur le tracé d'une tranchée de plâtrage. Je suppose que c'est ce qui s'est passé de multiples fois sur le gisement XIII où l'ordre avait été donné de sacrifier en premier les côtes dans la préparation d'une tranchée de plâtrage et en cas de densité osseuse extrême. Ce sont là choses regrettables car son étude montre que par sa morphologie très particulière il constitue en fait un élément d'identification au moins générique très fidèle.

C'est un os long s'orientant verticalement dans la ceinture scapulaire, le long du processus rétroclaviculaire. Son extrémité supérieure est spatuliforme, son extrémité inférieure conique et fine. Il

Source : MNHN, Paris

opère la jonction entre le processus rétroclaviculaire et le bord antérieur du scapulo-coracoïde (pl. XXII C). Orienté verticalement avec l'extrémité spatuliforme vers le haut la concavité de la spatule se trouve dirigée vers le dedans et le tranchant de la spatule vers l'arrière (fig. 53).

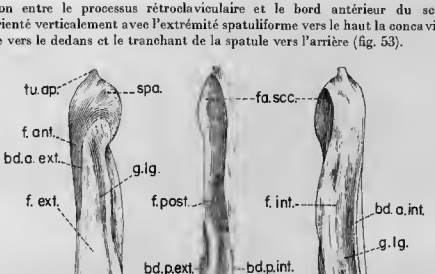


Fig. 53. — Cleithrum gauche de *Metoposaurus ouazzoui*.

A. Face externe. — B. Face postérieure. — C. Face interne.

Ab. — bd.a.ext. : bord antéro-externe ; bd.a.int. : bord antéro-interne ; bd.p.ext. : bord antéro-externe; cr.inf. crête inférieure ; f.ant. : face antérieure ; fa.scc. : facette d'articulation avec le scapulo-coracoïde ; f.ext. : face externe ; f.post. : face postérieure ; g.lg. : gouttière longitudinale ; spa. : extrémité spatuliforme ; tu.ap. : tubercule apexien.

Au moins autant que pour les autres os les détails structuraux diffèrent selon les dimensions des individus considérés (pl. XXII C à I).

Par commodité on peut lui distinguer quatre faces et quatre bords. Chez les individus les plus robustes l'une des faces (antérieure) a tendance à passer insensiblement à la face externe dans le tiers supérieur de l'os. Les facettes articulaires étant disposées sur les faces de l'os et ce dernier ne servant qu'à la transmission d'un mouvement à la suspension de l'arc ventral de la ceinture, l'os n'étant pas, de plus, une zone d'insertion musculaire importante, il n'y a pas différenciation d'extrémités bien distinctes et d'un corps. Le passage aux extrémités se fait insensiblement.

Je distinguerai donc pour cette description une face externe, une face interne, une face postérieure et une face antéro-externe. Les bords intermédiaires seront donc antéro-interne, postéro-interne, postéro-externe et antéro-externe.

V.3.2. — *Face interne* (fig. 53 C ; pl. XXIII C, E, J).

C'est la face par laquelle s'effectue l'essentiel du contact entre le processus rétroarticulaire de la clavicule et le cleithrum (fig. 53, 54 ; pl. XXII C).

Cette face est déprimée par une gouttière longitudinale dans ses quatre-cinquièmes inférieurs. Le fond de cette dépression porte des traces d'insertions ligamentaires ou musculaires, crêtes dont la

Source : MNHN, Paris

situation et l'importance sont très variables selon les individus considérés. Ces reliefs peuvent s'étudier sur trois spécimens. C'est ainsi que sur le très petit spécimen (7 à 7,5 cm) numéroté XIII-Clh-a (pl. XXIII C et D) on trouve une forte crête inférieure partant du sommet inférieur, en pointe aiguë, de l'os, et montant verticalement vers le centre de la dépression de cette face, dépression qui est losangique sur ce petit individu. On trouve d'autres crêtes dans la partie supérieure de l'os de chaque côté de la gouttière ainsi que le long du bord postérieur de cette face. Sur le spécimen XIII-Clh-b le fond de la dépression est presque plat mais sa partie inférieure porte une courte crête longitudinale le long du bord antérieur de cette face. Le spécimen XIII-Clh-c enfin, montre deux crêtes mousses le long du bord postérieur de cette face dans la moitié inférieure de l'os.

Dans sa partie supérieure cette face se termine en forme de croissant à concavité postérieure. Elle est parfois bordée par une crête d'insertion fortement striée constituée par son bord antérieure Sur le spécimen b un tubercule apexien termine le sommet de l'os.

V.3.3. — *Face postérieure* (fig. 53 B).

Très étroite sur les plus gros spécimens et presque réduite à un bord déprimé, elle tend à être en prolongation avec la face précédente sur les plus petits spécimens. C'est cette face qui s'articule avec le scapulo-coracoïde. On peut lui distinguer trois parties : une partie moyenne et deux parties extrêmes. Dans son ensemble elle constitue une gouttière limitée par deux crêtes constituant les bords postéro-interne et postéro-externe de l'os. Dans sa partie supérieure cette gouttière et le bord postéro-externe sont différenciés en spatule par un étalement vers l'arrière de la lèvre externe de la gouttière, cette partie étalée dessinant une convexité arrondie qui vient s'engrener sur la surface déprimée correspondante du scapulo-coracoïde (fig. 53, 54, 55 ; pl. XXIII G et H). Les bords de cette gouttière (donc de la face postérieure) sont tranchants dans le tiers supérieur de l'os et la gouttière y est profonde. Dans le tiers moyen de l'os la lèvre externe a tendance à s'effacer et la face étudiée tend alors à passer

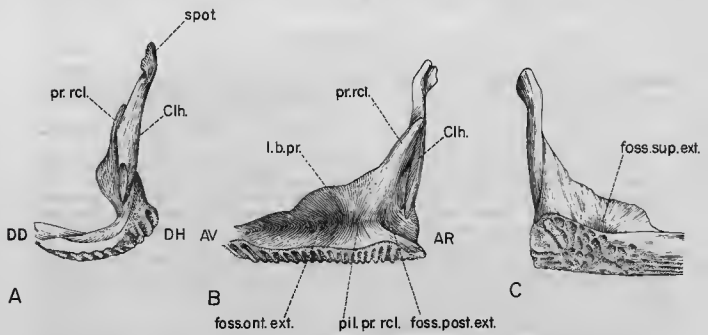


Fig. 54. — *Metoposaurus ouazzoui*. Articulation droite du cleithrum et du processus rétroclaviculaire
A. Vue postérieure. — B. Vue interne. — C. Vue externe.
Ab. — AR. : arrière ; AV. : avant ; Clh. : cleithrum ; DD. : dedans ; DH. : dehors ; foss.sup.ext. : fossette supéro-externe ; l.b.pr. : lame basale du processus ; pr.rcl. : processus rétroclaviculaire ; spat. : extrémité spatuliforme du cleithrum.

Source : MNHN, Paris

insensiblement à la face externe de l'os. Dans le troisième quart de l'os la gouttière réapparaît mais a tendance à devenir plus étroite. Dans le quart inférieur enfin cette face se réduit à un bord puis réapparaît brièvement tandis que l'os s'aplatit pour se terminer en pointe.

V.3.4. — *Face externe* (fig. 53 A ; pl. XXIII F, J, H).

Plane dans sa moitié inférieure, elle est légèrement déprimée dans sa partie supérieure puis au niveau de l'extrémité spatuliforme elle constitue la face externe de cette spatule, du moins en constitue-t-elle la partie inférieure, le reste étant formé par la partie supérieure de la face antérieure qui a tendance à se mettre alors dans le plan de la précédente, ce qui donne l'impression que l'os subit une torsion vers l'arrière et le dehors dans sa partie supérieure. Sur le plus petit exemplaire à ma disposition cette face se transforme en un bord aigu dans sa partie inférieure.

V.3.5. — *Face antérieure.*

Étroite dans sa partie inférieure, elle s'élargit dans la partie moyenne de l'os. Elle est très large sur les plus gros spécimens ; elle l'est relativement moins dans les plus petits. Sur le spécimen b elle a tendance à se transformer en bord arrondi dans sa moitié inférieure. Dans le deuxième quart supérieur elle est encadrée par le bord antéro-externe de l'os, tranchant à ce niveau, et par le bord antéro-interne qui, quoique bien marqué, est néanmoins plus mousse que le précédent. Les deux bords cités ci-dessus ainsi que la face antérieure, ont tendance, en-dessous de la spatule, à tourner et se mettre dans le plan de la face externe. Ils constitueront un peu plus haut l'essentiel de la face externe de l'extrémité spatuliforme (fig. 53 A ; pl. XXIII J).

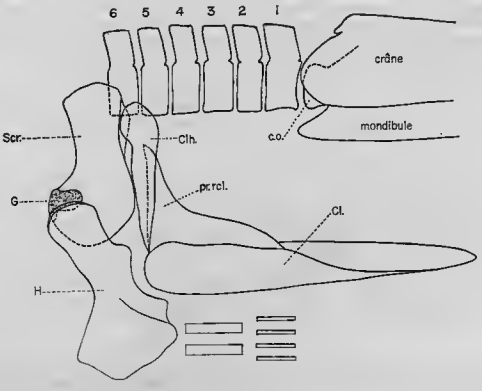


Fig. 55. — *Metoposaurus ouarzoui.* Plan d'insertion de la ceinture scapulaire et du membre antérieur en référence avec le rachis et le toit crânien.

Source : MNHN, Paris

V.3.6. — *Variations de structures ou de formes avec le stade de croissance.*

Le cleithrum s'articulait pour l'essentiel par sa face interne avec le processus rétroclaviculaire, par sa face postérieure et en particulier par l'extrémité supérieure, différenciée en spatule, de cette face avec le bord antérieur du scapulo-coracoïde.

Le processus rétroclaviculaire est de forme et même d'orientation très variables. Le scapulo-coracoïde, nous le verrons plus loin, est un os lui-même sujet à grandes variations. Il ne faut donc pas s'étonner que le cleithrum lui-même, modelé par les deux os encadrant, soit de morphologie apparemment très plastique. Il paraît d'ailleurs à peu près impossible de donner des règles précises de variations (d'autant que le nombre restreint de spécimens à notre disposition l'interdirait de toute façon !).

— Une des structures les plus constantes paraît être la gouttière longitudinale de la face interne, gouttière d'insertion du processus rétroclaviculaire.

— La forme de la spatule ne paraît pas varier beaucoup.

— Par contre une des structures inconstantes paraît être au premier chef la face postérieure, face qui peut se fondre dans la face externe sans que l'on puisse attribuer cet effacement au stade de croissance puisque les deux pièces extrêmes en dimensions que j'ai pu observer présentent cette disposition.

V.4. — Scapulo-coracoïde.

V.4.1. — *Caractères généraux.*

Si l'on en croit l'examen de plusieurs scapulo-coracoïdes ayant appartenu à des individus différents il semblerait que les variations allométriques aient été peut-être davantage marquées pour le scapulo-coracoïde que pour les autres os du membre antérieur (pl. XXV A à D). La description sera principalement basée sur le scapulo-coracoïde gauche d'un individu de dimension moyenne (XII1/14/66), 11 cm sur 6 cm (pl. XXV C et D), ainsi que sur le scapulo-coracoïde droit de l'un des plus gros spécimens recueillis : XIII/12/65 (1), 13,5 cm (longueur incomplète) sur 10,5 (pl. XXV A et B).

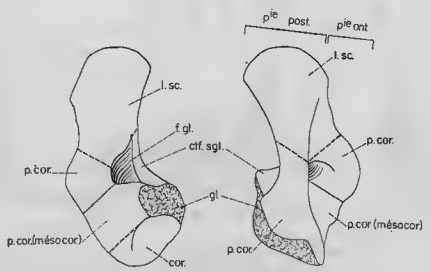


Fig. 56. — Différents territoires osseux du scapulo-coracoïde gauche de *Metoposaurus ouazzoui*.

Ab. — cor. : coracoïde ; ctf.sgl. : contrefort supra-glénoïdien ; f.gl. : foramen glénoïdien ; g. : glénoïde ; l.sc. : lame scapulaire ; méso-cor. : mésocoracoïde ; p.cor. : précoracoïde.

Source : MNHN, Paris

La structure générale de cet os est celle rencontrée chez *Eryops* (Miner, R. W., 1925 ; Romer, A. S., 1922). La lame scapulaire est cependant plus réduite que chez ce dernier genre, la partie coracoïdienne étant par contre plus importante. La partie procoracoïdienne est très réduite. Il existe un foramen supra-glénoïdien de grand diamètre, un foramen supracoracoïdien et une dépression d'insertion du cleithrum dans la partie antéro-supérieure de la face externe.

Ce sont les scapulo-coracoïdes d'individus de moyennes dimensions, voire même de dimensions inférieures à la moyenne qui se rapprochent le plus de la morphologie du scapulocoracoïde d'*Eryops* tel qu'il est décrit par Minner. Rappelons cependant que nous ne pouvons pas savoir si nous comparons là des stades ontogéniques correspondant. Chez *Metoposaurus ouazzoui* l'hétéromorphisme est très grand entre un grand et un petit scapulo-coracoïde (pl. XXV A et B, pl. XXV C et D).

L'os étant supposé orienté à 45° dans un plan transversal on peut distinguer dans cet os les sous-unités suivantes (fig. 56) :

— Une lame supérieure, ou lame scapulaire.
— Une lame postérieure (caracoïde) qui est ici inféro-postérieure.
— Une lame antérieure (procoracoïde).
— Entre les trois la glénoïde, le « contrefort glénoïdien » et le foramen glénoïdien.

V.4.2. — *Face externe* (fig. 57 A, pl. XXV C).

V.4.2.1. — *Lame scapulaire supérieure (scapulum sensu stricto) et lame antérieure.*

La longueur de la lame scapulaire supérieure est à peu près la moitié de celle de l'os. La lame antérieure fait suite vers le bas à la lame scapulaire. L'ensemble est à peu près rectangulaire (fig. 56 A, 57 A).

V.4.2.2. — *Partie articulaire et zones annexes.*

La forme de la surface glénoïdale, très variable selon la dimension des individus, dessine un S sur les os les plus petits ; elle est trapézoïdale sur les plus gros. Sur le spécimen X111/14/66 (pl. XXV C et D) elle se poursuit postérieurement par une surface identique en largeur et aspect qui descend d'abord en bordant postérieurement la partie coracoïdienne de l'os puis, se rétrécit brutalement à l'angle inféro-externe de l'os, prend une direction antéro-supérieure pour constituer bientôt le bord antérieur de la partie coracoïdienne de l'os, puis la partie inférieure du bord antérieur de la plaque scapulo-procoracoïdienne (fig. 57 A et E). La partie articulaire elle-même est saillante, plutôt en relief, surtout sur les grands individus. Elle était probablement recouverte d'une coque cartilagineuse prolongée par un bourrelet glénoïdien, le tout constituant la glénoïde proprement dit.

En avant de la surface glénoïdienne, faisant transition vers l'avant et le haut avec la plaque scapulo-coracoïdienne, constituant la partie antérieure du bord inférieur du trou supraglénoïdien, se trouve une plaque trapézoïdale un peu convexe vers le haut et l'extérieur (l.trap. : fig. 57 A).

La surface glénoïdienne est dirigée vers l'extérieur. En retrait vers l'intérieur par rapport à la surface glénoïdienne et sous cette surface existe une dépression de la surface de l'os (dép.ss.gl.). Cette dépression est bordée en haut, en arrière et en bas, par la surface d'insertion cartilagineuse périphérique déjà décrite. Cette cuvette est percée d'un trou « supracoracoïdien » (f.scor.) situé sous la partie antérieure de la surface glénoïdale. Ce trou, qui transperce complètement l'os, laissait passer le nerf coracoïdien (Romer, 1922). Étant donné les traces de coulissage que l'on y observe il s'agirait plus probablement d'un tendon (scapulohumeralis posterior ? cf. Minner, 1925). Postérieurement à cet orifice la surface étudiée montre d'autres orifices, probablement vasculaires.

V.4.2.3. — *Contrefort supra-glénoïdien.*

Cette surface triangulaire se trouve située au-dessus de la glénoïde. Elle est concave et se trouve orientée vers l'arrière et un peu vers le haut. Étudiée sur le spécimen X111/14/66 elle présente d'avant en arrière trois parties sous forme de trois triangles ayant le même sommet que le contrefort et la même

Source : MNHN, Paris

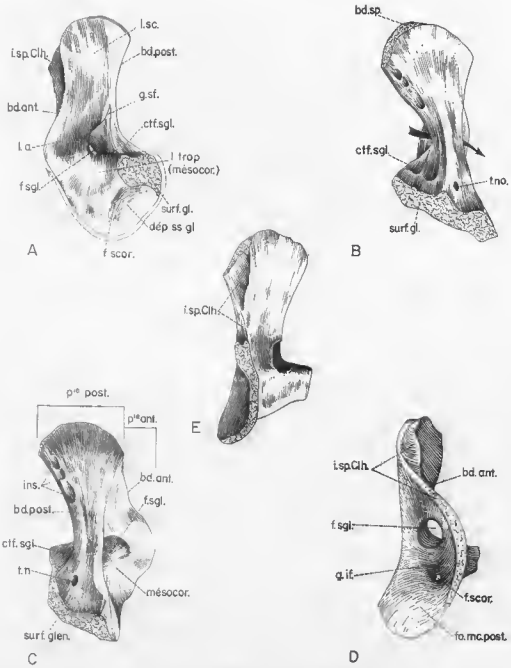


FIG. 57. — Scapulo-coracoïde gauche de *Metoposaurus ouazzoui*.

A. Vue antéro-externe. — B. Vue postéro-externe. — C. Vue postérieure. — D. Vue interne. — E. Vue antérieure.

Ab. — bd.ant. : bord antérieur ; bd.post. : bord postérieur ; bd.sp. : bord spinal ; ctf.sgl. : contrefort supra-glénoïdien ; dép.ss.gl. : dépression sous-glénoïdienne ; fo.mc.post. : fosse mésocoracoïdienne postérieure ; f.scor. : foramen supra-coracoïdien ; f.sgl. : foramen supra-glénoïdien ; g.if. : gouttière infraforaminale ; g.sf. : gouttière supraforaminale ; ins. : insertion ; i.sp.Clh. : insertion de la spatule du cleithrum ; l.a. ; lame antérieure ; l.sc. : lame scapulaire ; l.trap.(mésocor.) : lame trapézoïdale (mésocoracoïdienne) ; suf.gl. : surface glénoïdienne ; t.n. : trou nourricier.

Source : MNHN, Paris

base qui est le bord supérieur de la surface glénoïdienne (fig. 57 A et B ; pl. XXV A) : un triangle antérieur étroit, un triangle postérieur étroit, tous deux surélevés mais légèrement concave, un triangle intermédiaire plus large que ceux qui l'encadrent mais aussi davantage déprimé qu'eux. Sur un très gros spécimen tel que celui figuré pl. XXV A et B il s'agit d'une région triangulaire fortement déprimée à bords antérieur et postérieur bien marqués (ctf.sgl. : pl. XXV A).

Devant ce contrefort et derrière la lame scapulaire se trouve le trou supra-glénoïdien. Chez *Metoposaurus ouazzoui* et plus spécialement sur le spécimen XIII/14/66 cet orifice est très développé (fig. 57 D ; pl. XXV A et B) et s'ouvre sur un véritable canal oblique par rapport au plan de l'os, de 1 centimètre de long. Sur la face externe de l'os la partie supérieure du trou est marquée par une gouttière allant se fondre sur la partie postérieure de la face externe de l'os. Sur le spécimen XIII/12/65 cette gouttière est très large. La face ventrale montre une gouttière similaire qui part du bord inférieur de l'orifice interne du canal supra-glénoïdien (fig. 57 D). Il me semble que seul un tendon d'insertion peut avoir laissé une telle empreinte. Le canal lui aurait servi de poulie de réflexion. Si l'on en juge à sa direction ce tendon ne pouvait fonctionner que comme adducteur du bras et devait s'attacher à la partie antérieure ou antéro-interne de l'humérus.

V.4.3. — *Face interne du scapulo-coracoïde* (fig. 56 B, 57 C ; pl. XXV D).

On peut y décrire deux parties :

+ *Une partie postérieure* constituée par la face ventrale (interne) de la partie supérieure de la lame scapulaire et la face ventrale du contrefort supra-glénoïdien (fig. 57 C).

+ *Une partie antérieure* (fig. 57 D) entourant l'orifice interne du canal supra-glénoïdien, constituée par la face ventrale de la lame antérieure ou procoracoïdienne et de la lame trapézoïdale décrite en avant de la surface glénoïdienne (mésocoracoïdien des Poissons osseux). La face ventrale de la partie procoracoïdienne et meso-coracoïdienne est disposée en demi-cercle autour du foramen supra-glénoïdien et constitue une sorte de fosse ou de coupe profonde, surtout en bas (gouttière infra-foraminale : go.if).

En ce qui concerne la partie postérieure : sa moitié spinale est en éventail. Elle est plane, et rétrécit au centre de l'os. La moitié humérale est plus courte que la précédente et légèrement excavée en gouttière sur les plus gros individus. Elle est d'autant plus profonde et à bords abrupts que l'individu est plus jeune. Elle est creusée du trou nourricier de l'os (t.no.). La face ventrale de la partie postérieure passe à la fosse pro- et mésocoracoïdienne antérieure, de façon insensible dans la partie proximale de l'os, de façon brutale (à 90°) dans la partie distale. Si l'on matérialise par une ligne le contact des deux parties, antérieure et postérieure décrites on trouve sur cette ligne : du côté huméral l'orifice ventral du trou supracoracoïdien, du côté spinal l'orifice ventral du canal supra-glénoïdien.

V.4.4. — *Bord antérieur* (fig. 57 E et D ; pl. XXV C).

Concave vers l'avant dans son ensemble il s'articulait avec la gouttière postérieure du cleithrum et le verrouillage des deux os se faisait avant tout par l'intermédiaire de ligaments interosseux ainsi qu'en témoignent les nombreuses aspérités des surfaces de contact. On peut remarquer aussi à l'extrémité spinale du bord antérieur du scapulo-coracoïde et sur la partie antéro-supérieure de la face externe une dépression qui reçoit l'extrémité correspondante spatuliforme du bord postérieur du cleithrum (i.sp.Clh.). L'extrémité distale du bord antérieur du scapulocoracoïde est différenciée en gouttière (fig. 57 E). Cette gouttière recevait peut-être un segment du bord postérieur du cleithrum. Ce dernier était probablement uni de façon étroite tant au processus rétroclaviculaire qu'au scapulocoracoïde. Il n'y a qu'entre les deux dépressions décrites que le bord antérieur de l'os soit uni, réduit à un tranchant.

Ailleurs, le bord antérieur est épais et rugueux (surtout sur la surface de la dépression proximale), ce qui témoigne de fortes insertions fibreuses.

Source : MNHN, Paris

V.4.5. — *Bord postérieur.*

Il est tranchant mais va rapidement en s'élargissant à l'approche du contrefort supra-glénoïdien où il se divise en deux lèvres, une ventrale et une dorsale.

V.4.6. — *Bord spinal* (ou proximal).

Convexe vers le dedans il se poursuit antérieurement par la dépression d'insertion du cleithrum sur le bord antérieur. Le bord spinal est épais, constitué par de l'os de type épiphysaire sur lequel devait s'insérer une coiffe cartilagineuse. Sur cette extrémité devaient s'insérer des muscles pararachidiens (dentelés, etc...) qui fermaient ainsi l'arc dorsal de la ceinture.

V.4.7. — *Variations.*

Le scapulo-coracoïde est un os qui se conserve mal et qui est peu accessible à la préparation fine : il est en effet situé à un carrefour où se rencontrent, derrière l'angle mandibulaire : le processus rétro-claviculaire et le cleithrum en avant, la plaque basale de la clavicule en bas et en avant, le rachis en haut, les côtes dissociées un peu partout ! C'est en outre un os de structure relativement fragile, exception faite du massif articulaire lui-même. Cela explique que je n'aie eu à ma disposition que deux scapulo-coracoïdes dont le plus gros est d'ailleurs amputé de sa partie coracoïdienne. De ce fait il est seulement possible de dire quelles sont les principales variations morphologiques observées entre les deux spécimens au cours de la croissance :

— Les lames ont tendance à s'élargir plutôt qu'à s'allonger.

— Parallélement les angles dièdres se réduisent entre ces différentes lames (scapulaire, coracoïdienne, procoracoïdienne, contrefort supra-glénoïdien, etc...).

— Le contrefort supra-glénoïdien s'est comparativement élargi du plus petit spécimen au plus grand et s'est profondément déprimé.

— Par suite de la sorte de « mise à plat » de l'os que j'ai signalée, le canal glénoïdien est presque moins long sur le grand spécimen que sur le petit.

V.5. — Humérus.

V.5.1. — *Caractères généraux.*

L'humérus des Métoposauridés est constitué d'un corps très court et de deux extrémités élargies. On peut lui distinguer trois faces : antéro-dorsale, postéro-dorsale, ventrale ; ainsi que trois bords (antérieur, dorsal et postérieur). Il s'agit du plan tétraédrique rencontré chez les éryopsidés et chez de nombreux reptiles primitifs. Ses extrémités sont proximale (interne) et distale (externe) l'os étant supposé orienté selon une horizontale dans un plan transversal c'est-à-dire du dedans vers le dehors.

Les deux faces articulaires de l'os étaient complétées sur le vivant par une épaisse coque cartilagineuse. Le revêtement proximal s'articulait avec le scapulocoracoïde, le revêtement distal avec radius et cubitus. Sur le fossile ces surfaces se présentent, comme sur tout les os longs comme des aires rugueuses d'os vacuolaire, lâche sans corticale. L'adhérence de la gangue est considérable à leur niveau et l'interpénétration os-gangue ne facilite pas les dégagements.

Au premier examen l'os paraît affecté d'une torsion d'importance toute différente selon que l'on observe l'os dorsalement ou ventralement. Vu selon son axe (longitudinal), depuis l'extrémité interne, les deux moitiés proximale et distale de l'os semblent se situer dans deux plans faisant entre eux un angle approximatif de 50°. Il s'agit en fait beaucoup moins d'une torsion que d'une variation d'importance des faces entre les deux extrémités de l'os, variation due à la très grande importance prise par

Source : MNHN, Paris

certaines des insertions musculaires. De fait l'os est particulièrement épais à ses angles antéro-externe et postéro-interne (processus supinateur, crête du latissimus dorsi) (fig. 58 A ; pl. XXV F). De plus le bord antérieur porte également des tubercules d'insertions très importants. Cette disposition des insertions donne l'impression constatée de torsion.

En fait, la morphologie de détail, l'importance des insertions comme les proportions des différentes parties de l'os varient de façon considérable selon les os, d'une part en fonction du stade de croissance mais d'autre part pour une même dimension des os parfois (comparer pl. XXV E et F, XXVI A et B, XXVI C et D). Il serait évidemment souhaitable que ces variations puisent être étudiées biométriquement sur un nombre suffisant de spécimens.

V.5.2. — *Corps de l'os.*

Il est court, pratiquement virtuel même, tant les deux extrémités élargies se font suite sans presque de transition. Il est cependant plus long que chez *Eryops* (cf. Minner, 1925). Au fur et à mesure du développement de l'animal il tend à diminuer d'importance relative par rapport aux extrémités. C'est ainsi que l'écart entre le processus deltoïdien et la pointe de l'ectépicondyle ne varie pratiquement pas. La section du corps de l'os est sensiblement triangulaire alors que celle du corps de l'humérus d'*Eryops* est quadrangulaire selon Minner. Je délimiterai arbitrairement le corps de l'os par deux plans transversaux passant à la limite externe du processus deltoïdien pour l'un, à la limite interne du processus supinateur pour l'autre. Le corps est court, il s'inscrit dans un trapèze. Il est mince, surtout dans sa partie antérieure.

En vue dorsale le corps de l'os est traversé en oblique, du dedans vers le dehors, par le bord dorsal de l'os. Le bord dorsal aboutit distalement à l'ectépicondyle.

V.5.3. — *Extrémité proximale.*

La coupe transversale de cette extrémité est sensiblement triangulaire, présentant un angle antérieur très mousse. L'examen de l'os dégagé de sa gangue montre que le recouvrement cartilagineux du condyle se poursuivait sur le bord antérieur de l'os jusqu'au processus d'insertion du deltoïde. Il était relativement épais sur les gros individus.

V.5.3.1. — *Face postéro-dorsale.*

Elle est moins large que la face antéro-dorsale. Elle est déprimée en gouttière longitudinalement (fig. 58 A ; pl. XXV F, XXVI B et C).

V.5.3.2. — *Face antéro-dorsale.*

Elle est lisse sur presque toute son étendue. On peut noter cependant le long du bord dorsal de l'os une gouttière courte délimitée par le bord dorsal et une petite crête, visible sur les plus gros individus (pl. XXV F) antérieure et parallèle à ce bord, partant du condyle pour s'atténuer très vite et disparaître. Les comparaisons faites en partant du travail de Minner (1925) semblent montrer que le grand dorsal s'insérait sur le bord dorsal de l'os et à la partie proximale de ce bord. La petite gouttière indiquée plus haut pourrait avoir été en relation avec le tendon du biceps et lui aurait servi de poulie de réflexion.

Dans sa partie distale la face antéro-dorsale de cette extrémité porte un tubercule rugueux qui se poursuit sur le bord antérieur de l'os. Par analogie avec ce qu'indique Minner chez *Eryops* on peut y voir l'insertion du deltoïde.

V.5.3.3. — *Face ventrale* (fig. 58 B ; pl. XXV E, XXVI A et D).

A sa partie distale, c'est-à-dire à sa jonction avec le corps de l'os, existe, sur les grands individus au moins, une importante trace d'insertion musculaire en forme de dépression oblongue bordée d'une

Source : MNHN, Paris

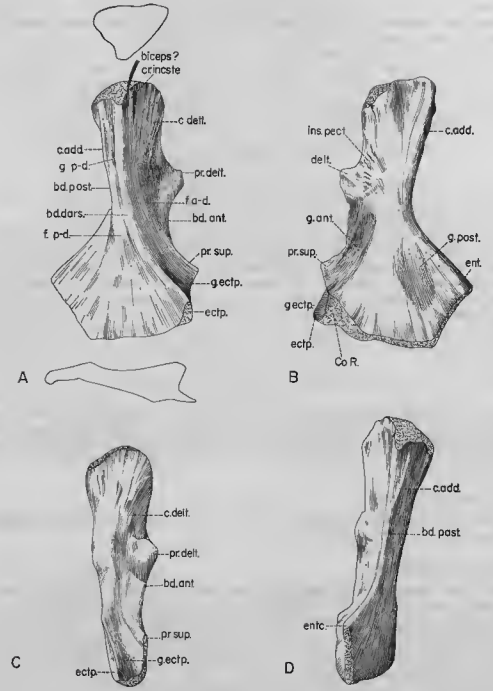


FIG. 58. — Humérus droit de *Metoposaurus ouazzoui*.

A. Vue dorsale. — B. Vue ventrale. — C. Vue antérieure. — D. Vue postérieure.

Ab. — bd.ant. : bord antérieur ; bd.dors. : bord postérieur ; bd.post. : bord dorsal ; c.add. : crête d'insertion des adducteurs ; c.delt. : crête deltoïdienne ; Co.R. : condyle radial ; cr.incste : crête inconstante ; delt. : insertion du deltoïde ; ectp. : ectépicondyle ; entc. : entépicondyle ; f.a.d. : face antéro-dorsale ; f.p.d. : face postéro-dorsale ; g.ant. : gouttière antérieure ; g.ectp. : gouttière ectépicondylienne ; g.p.d. : gouttière postéro-dorsale ; g.post. : gouttière postérieure ; ins.pect. : insertion du grand pectoral ; pr.delt. : processus deltoïdien ; pr.sup. : processus supinateur.

Source : MNHN, Paris

crête et centrée par un petit tubercule. Elle est parfaitement visible sur le spécimen XIII/12/65 (1) (pl. XXV E et F). Sa situation en fait probablement l'attache distale du grand pectoral. Cette fossette d'insertion se trouve un peu en arrière et en dedans du processus d'insertion des chefs deltoïdiens, processus dans lequel se fond le bord antérieur de l'extrémité proximale. L'insertion du brachial antérieur se serait faite sur une petite surface d'insertion en relief sur le côté antérieur de la fossette du grand pectoral, entre elle et le processus deltoïdien. La distinction entre ces trois insertions adjacentes n'est guère possible que sur les très gros individus.

Dans le tiers supérieur de l'extrémité proximale se trouve une petite insertion musculaire surtout visible, cette fois-ci encore, sur les plus grands individus. C'est une surface rugueuse en léger relief sur la face ventrale, à la jonction du tiers antérieur et du tiers moyen de la largeur de l'os à cet endroit. Un examen attentif de l'os à cet endroit fait voir que ce petit tubercule est entouré d'une éminence de l'os. La courte portion du coraco-brachial aurait pu s'insérer sur cette surface circulaire.

V.5.3.4. — *Bord dorsal.*

Bien marqué à son extrémité proximale, il a tendance à s'estomper distalement. Il est probable que le long dorsal s'insérait sur sa partie la plus en relief mais l'insertion n'est marquée par aucune rugosité ou crête particulière, si ce n'est le bord lui-même.

V.5.3.5. — *Bord postérieur.*

Au contraire du précédent, plutôt mousse dans sa partie proximale, il a tendance à devenir plus aigu en allant vers le corps de l'os. Il est possible que s'y soient insérés le subcoracoscapulaire en dedans et la longue portion du coraco-brachial en dehors, ceci étant proposé par analogie avec ce qui fut déduit pour *Eryops* par Minner.

V.5.3.6. — *Bord antérieur.*

J'ai partiellement abordé la description de ce bord en décrivant les insertions des deltoïde et pectoral. J'ai dit également que la zone d'os spongieux ou vacuolaire de la tête de l'humérus se prolongeait par une zone d'insertion cartilagineuse sur ce même bord antérieur jusqu'au processus deltoïdien (p. 139). Ce bord proprement dit, entre la tête de l'humérus et le processus deltoïdien, est d'épaisseur égale, 7 à 10 mm sur le XIII/12/65 (1), 2 à 3 mm sur des spécimens de la dimension de XIII/14/66 (6). On remarque que la coque cartilagineuse qui revêtait le condyle descendait d'autant plus sur le bord antérieur que l'individu était plus grand. Sur les petits spécimens le bord est tranchant et paraît périosté entre la tête et le processus deltoïde.

V.5.4. — *Extrémité distale.*

Elle a près de deux fois la largeur de l'extrémité proximale. Peu épaisse postérieurement elle s'épaissit antérieurement par l'adjonction du processus supinateur sur sa face ventrale.

V.5.4.1. — *Face postéro-dorsale.*

Elle fait suite distalement à la face correspondante de l'extrémité proximale et du corps de l'os. Sa forme générale est celle d'un secteur de cercle dont le centre serait dans le corps de l'os. Elle est très légèrement déprimée en gouttière longitudinale chez les plus gros individus, davantage chez les plus petits. Son bord postérieur est légèrement convexe vers l'arrière tandis que son bord antérieur est rectiligne (pl. XXV F).

On ne décèle aucune trace d'insertion sur cette face. On remarque cependant au niveau de l'entépicondyle de fines et courtes rainures longitudinales que l'on peut attribuer aux insertions des muscles entépicondyliens : palmaire et fléchisseurs superficiels. En lumière rasante on observe le long du bord distal de cette face, à un ou quelques millimètres de ce bord, une rainure peu profonde en laquelle on peut reconnaître l'insertion de la capsule articulaire huméro-radiale.

Source : MNHN, Paris

V.5.4.2. — *Face antéro-dorsale* (fig. 58 C).

Au contraire de la précédente cette face est très étroite alors qu'elle était plus large que la précédente dans l'extrémité proximale. Elle est réduite à une gouttière (ectépicondylienne profonde, comprise entre ectépicondyle et processus supinateur... On décèle également sur cette face les traces d'insertion de la capsule.

V.5.4.3. — *Face ventrale* (fig. 58 B, pl. XXV E, XXVI A et D).

Elle porte deux gouttières marquées, l'une antérieure qui suit le bord antéro-ventral de l'os, l'autre, située dans la moitié postérieure de l'os et qui fait suite à la légère rainure observée dans la partie proximale de cette face. Dans la moitié antérieure surtout on observe des traces d'insertion de la capsule articulaire, le long du bord distal de l'os.

V.5.4.4. — *Les bords.*

— Bord dorsal. Il est presque mousse sur le grand spécimen principalement étudié (fig. 58 A, pl. XXV F).

— Bord antérieur. Il est pratiquement réduit à celui du processus supinateur (fig. 58 C).

— Bord postérieur (fig. 58 D). Il est tranchant, surtout vers le corps de l'os. Il est convexe vers l'arrière.

V.5.5. — *Variations.*

L'humérus est un os robuste qui se fossilise bien et qui est facile à isoler, au cours du dégagement, de par sa situation latérale. Cette collection comprend donc de nombreux humérus préparés. Les variations morphologiques, bien qu'importantes, sont cependant moins frappantes que pour le scapulo-coracoïde.

— L'extrémité proximale marque une nette tendance à se développer davantage que le reste de l'os.

— On peut noter un élargissement relatif du corps de l'os au cours de la croissance.

— Il y a parallèlement, bien entendu, une majoration des structures d'insertions.

— Pour un même stade de croissance les variations morphologiques peuvent être assez importantes.

V.6. — Radius.

V.6.1. — *Caractères généraux.*

Pour cet os également nous constatons que sa forme varie considérablement en fonction du stade de croissance. Il est parfois difficile de les identifier à moins de s'être au préalable familiarisé avec leurs variations de formes (pl. XXVI L, M, N, O, P, Q). La description sera basée sur des radius de petite dimension (spécimen XIII/13/66 (2)) (crâne d'une trentaine de centimètres).

Le caractère morphologique qui varie le moins est la forme de la section transversale des épiphyses ou la projection des surfaces articulaires.

L'os sera décrit orienté verticalement. On peut lui distinguer un corps court et demi-cylindrique ainsi que deux extrémités en demi-cônes, leurs sommets étant dans le corps de l'os. L'os marque une concavité d'ensemble vers l'arrière c'est-à-dire vers le cubitus et une autre, très faible, vers l'avant. Cette dernière semble beaucoup plus accusée chez les grands individus alors qu'au contraire la première tend à s'amoindrir avec l'âge. C'est un os allongé auquel on peut distinguer deux faces, interne et externe, et deux bords, antérieur et postérieur.

La section de l'extrémité proximale est plus ou moins triangulaire, celle de l'extrémité distale est parfois presque triangulaire chez les petits individus et ovalaire à grand axe antéro-postérieur chez les grands individus (fig. 59 D).

Source : MNHN, Paris

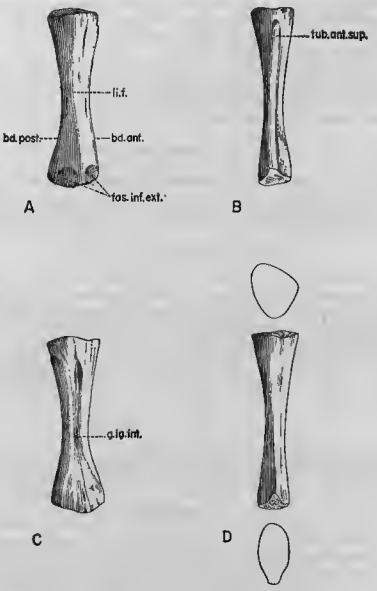


Fig. 59. — Radius droit de *Metoposaurus ouazzoui*.
L'individu employé principalement pour cette reconstitution est un petit spécimen car les structures y sont bien visibles : XIII/13/66 (2).
A. Vue externe. — B. Vue antérieure. — C. Vue interne. — D. Vue postérieure.
Ab. — bd.ant. : bord antérieur ; bd.post. : bord postérieur ; fo.inf.ext. : fossette inféro-externe ; g.lg.int. : gouttière longitudinale interne ; li.f. : ligne de faîte ; tub.ant.sup. : tubercule antéro-supérieur.

V.6.2. — *Face externe* (fig. 59 A ; pl. XXVI L).

Elle est partagée en deux par une ligne de faîte joignant les deux faces articulaires. Cette ligne de faîte est mousse aux extrémités de l'os, aiguë sur le corps de l'os, plutôt déportée vers l'arrière dans sa partie proximale, déportée vers l'avant dans sa partie distale. Elle partage la face externe en deux versants, l'un antérieur, l'autre postérieur. Au niveau de l'extrémité inférieure de cette face, de part et d'autre de la ligne de faîte existent 2 fossettes, présentes surtout sur les grands individus (pl. XXVI N : fos.inf.ext.).

Source : MNHN, Paris

Le versant antérieur est lisse, à peu près plan sauf en bordure des faces articulaires où l'on distingue les habituelles stries d'insertion des capsules et ligaments articulaires. Sur le radius du grand spécimen XIII/12/65 (2) on note une torsion de ce versant vers l'intérieur, due en partie à l'aplatissement de l'extrémité distale (pl. XXVI Q).

Le versant postérieur de cette face de l'os (spécimen XIII/13/66 (2)) est affecté d'une légère torsion hélicoïdale due à l'accentuation de la courbure de cette face au niveau de l'extrémité proximale (pl. XXVI L). Sur le gros spécimen déjà cité (XIII/12/65 (2)) l'hémi-face antérieure montre une gouttière faible et courte longeant le bord antérieur de l'os dans son tiers supérieur.

V.6.3. — *Face interne* (6g. 59 C).

Sur le petit spécimen XIII/13/66 (2) cette face est concave transversalement vers le dedans. Elle est déprimée longitudinalement par une gouttière qui longe le bord antérieur de l'os (6g. 59 C, pl. XXVI M). Cette gouttière vient buter du côté proximal sur un petit tubercule allongé.

V.6.4. — *Bord antérieur* (fig. 59 B).

Il est concave vers l'avant. Il est rugueux et porte un tubercule dans sa partie proximale supérieure. Sur le grand spécimen, XIII/12/65 (2), les courbures sont davantage accentuées : le bord antérieur est concave vers l'avant (cf. pl. XXVI P). Comme l'os dans son ensemble le bord antérieur est sur ce spécimen également fortement concave vers l'intérieur (pl. XXVI Q). Sur le spécimen XIII/12/65 (1) le bord antérieur est comme dédoublé, surtout dans sa partie inférieure, délimitant ainsi une gouttière (pl. XXVI O). La partie interne du bord antérieur part du tubercule proximal et vient empiéter sur la face interne de l'os (bd.ant. « a »), la partie externe constituant le bord antérieur proprement dit, en bas du moins, et venant rejoindre en haut le tubercule supérieur (bd.ant. « b »).

V.6.5. — *Bord postérieur* (fig. 59 D).

Concave vers l'arrière il est tranchant dans sa partie inférieure, là où devait s'insérer le ligament interosseux radio-cubital.

V.6.6. — *Extrémités articulaires.*

Il ne s'agit évidemment que des surfaces d'attaches des coques cartilagineuses articulaires. Ces faces de sections ont été figurées fig. 59 D. La surface proximale est déprimée ou plane et ne donne aucune indication sur la tête articulaire elle-même qui devait être assez haute cependant. La face distale est convexe et donne d'autant moins de renseignement sur la tête cartilagineuse articulaire elle-même que le carpe était essentiellement cartilagineux lui-même.

V.6.7. — *Variations.*

Le grand spécimen gauche XIII/12/65 (1) (pl. XXVI N et O) est très différent du petit spécimen type.

La face externe est la plus constante. La ligne de faîte est très marquée, mais ce sont surtout les deux fossettes externes qui sont très accentuées.

La face interne est très modifiée par rapport au spécimen XIII/13/66. On y retrouve la gouttière longitudinale mais en plus le bord antérieur est comme dédoublé (voir plus haut), longé par une forte crête mousse (bd.ant. « a » : pl. XXVI O) qui part, en haut, du tubercule antéro-supérieur et vient mourir, en bas, à l'union du tiers antérieur et du tiers médian de l'os, sur la face interne, séparé du bord antérieur sensu stricto par une gouttière étroite. Le tubercule antéro-supérieur est, quant à lui, mal délimité, existant plutôt comme la prolongation supérieure de la crête mousse dont je viens de parler.

Source : MNHN, Paris

V.7. — Cubitus.

V.7.1. — *Caractères généraux.*

Le cubitus ou ulna est un os aplati du dehors en dedans à son extrémité distale, plus épais à son extrémité proximale surtout du côté antérieur, par lequel il s'articule avec le radius. On peut lui distinguer un corps étroit et deux extrémités qui sont près de deux fois plus larges que le corps (fig. 60 A et B).

L'os montre une légère concavité d'ensemble vers l'extérieur et une légère concavité de son axe vers le devant, c'est-à-dire vers le radius. La constance de sa forme est plus grande sur les petits spécimens que sur les grands. Le caractère probablement le plus variable est, l'aplatissement relatif de l'extrémité distale.

Comme le radius l'os sera supposé orienté verticalement. Sa description sera ordonnée comme suit : face interne, face externe, bords postérieur et antérieur, les deux extrémités.

V.7.2. — *Face externe* (fig. 60 A ; pl. XXVI E, G).

Elle manifeste une courbure d'ensemble à concavité externe (fig. 60 B et D). Sur les petits individus elle ne montre comme relief secondaire que deux dépressions faibles : l'une distale, grossièrement triangulaire et de faible profondeur (dép.inf.ext. : fig. 60 A), l'autre proximale, plus profonde allongée parallèlement au bord postérieur de l'os (g.ext. : fig. 60 A). La surface de l'os est lisse, sauf le long des bords des faces d'insertion des cartilages articulaires, comme à l'accoutumée. Des stries perpendiculaires aux bords y marquent l'insertion de la capsule articulaire.

V.7.3. — *Face interne* (fig. 60 C ; pl. XXVI F, G).

La face interne est traversée dans le sens de la longueur par une crête oblique (cf.ob. : fig. 60 C) partant de la proximité de l'angle supéro-antérieur, se dirigeant vers l'angle inféro-postérieur, en devenant parallèle au bord postérieur de l'os au niveau de son corps. Cette crête est parfois estompée dans sa partie proximale (par exemple sur le spécimen XIII/13/66 (1) à droite). Dans la partie distale de cette face existe une dépression ou gouttière triangulaire comprise entre cette crête et le bord antérieur de l'os (g.inf.int. : fig. 60 C). On remarque aussi dans la partie distale une faible gouttière comprise entre la crête décrite et le bord postérieur de l'os. Sur le spécimen XIII/13/66 (1) la crête n'étant pas décelable sur l'extrémité proximale de la face interne, cette dernière paraît régulièrement arrondie. Sur le spécimen n° 2 du même plâtre la crête ventrale est visible et partage en deux versants la face ventrale, le versant postérieur étant large, le versant antérieur étroit et abrupt.

V.7.4. — *Bord antérieur* (fig. 60 B ; pl. XXVI K).

Très concave vers l'avant il est presque tranchant dans la moitié distale de l'os. Il est mousse dans la partie proximale de l'os sur l'exemplaire XIII/13/66 (2). Sur l'individu (1) du même plâtre nous venons de voir que la crête dorsale déportée vers l'avant partage la face dorsale en deux versants, le versant antérieur étant presque perpendiculaire à cette face au niveau de son bord antérieur. De ce fait ce versant et l'arrondi du bord antérieur de l'os constituent presque une face antérieure de l'os. Cette dernière porterait une faible gouttière comprise entre la crête proprement dit et le bord antérieur.

V.7.5. — *Bord postérieur.*

Tranchant il est concave vers l'arrière dans la moitié distale de l'os, convexe vers l'arrière dans la moitié proximale de l'os (fig. 60 A et 60 D).

Source : MNHN, Paris

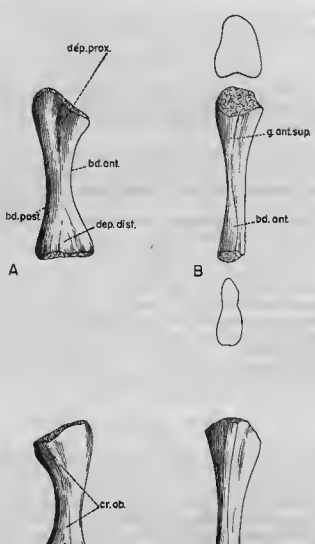


Fig. 60. — Cubitus droit de *Metoposaurus ouazzoui*. L'individu employé principalement pour la reconstitution de l'os est un petit spécimen car les structures y sont bien visibles : XIII/13/66 (2).
A. Vue externe. — B. Vue antérieure. — C. Vue interne. — D. Vue postérieure.
Ab. — bd.ant. : bord antérieur ; bd.post. : bord postérieur ; cr.ob. : crête oblique ; dép.dist. : dépression distale ; dép.prox. : dépression proximale ; g.ant.sup. : gouttière antéro-supérieure ; g.inf.int. : gouttière inféro-interne.

V.7.6. — *Face articulaire proximale.*

Le plan de cette face articulaire n'est pas perpendiculaire à l'axe de l'os mais un peu oblique vers l'avant et le bas de telle sorte que le bord antérieur de l'os est nettement plus court que le postérieur (fig. 60 A et C). La section est généralement semi-circulaire, le diamètre étant interne. Sur le spécimen XIII/13/66 (2) la forme de la section est presque triangulaire, ce qui est dû, nous l'avons vu, à la crête dorsale partageant en deux versants la face dorsale de cet os. Comme toutes les faces articulaires il ne s'agit là que d'une surface d'ancrage des cartilages articulaires.

Source : MNHN, Paris

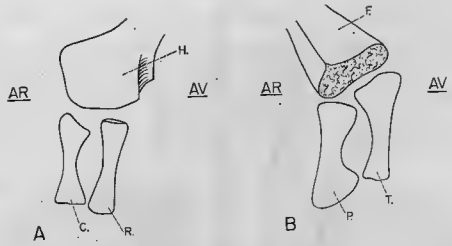


FIG. 61. — *Metoposaurus ouazzoui*.
A. Mise en place schématique de l'humérus, du radius et du cubitus. Côté droit. — B. Mise en place schématique de l'humérus, du radius et du cubitus. Côté droit.

V.7.7. — *Face articulaire distale.*

Elle est allongée, ovalaire, et ne présente aucun caractère particulier si ce n'est que ses bords sont parfois festonnés (fig. 60 B).

V.7.8. — *Variations.*

Elles sont importantes. L'ulna est avec le radius un des os longs de métoposaures les plus difficilement identifiable, au moins sur les plus grands individus. Sur les plus petits individus il l'est plus facilement.

L'humérus peut être de forme variable certes, mais il est toujours identifiable par son apparente torsion, si caractéristique, et ses reliefs d'insertions musculaires. L'ulna ne s'identifie souvent que si l'on procède par élimination. Trois caractères servent principalement à l'identification de l'ulna : la crête ventrale, la courbure des bords antérieur et postérieur, la forme des surfaces articulaire proximale et distale.

Même avec ces critères il est souvent presqu'impossible à distinguer des métacarpiens ou des métatarsiens.

V.8. — Carpiens, métacarpiens et phalanges (fig. 62 ; pl. XXIX A et B).

Aucun os du carpe n'a jamais été retrouvé. Le carpe était probablement cartilagineux pour l'essentiel.

La morphologie de ces petits os n'est absolument pas caractéristique et il est quasiment impossible de les différencier entre eux sans erreurs.

Ce sont des os longs à extrémités élargies dont la face dorsale est le plus souvent un peu plus bombée que la face ventrale.

En ce qui concerne les phalanges, on peut seulement préciser que le rapport largeur des extrémités/longueur de l'os est d'autant plus grand que l'on se rapproche de l'extrémité externe du membre.

Sans examen attentif il est aisé de confondre un radius avec un métacarpien.

Source : MNHN, Paris

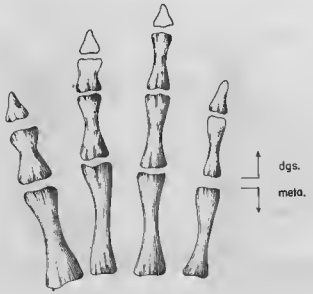


Fig 62. — Main *Metoposaurus ouazzoui*. Reconstitution.
Ab. — dgs : doigts ; meta. : métacarpiens.

VI. — CEINTURE PELVIENNE ET MEMBRE POSTÉRIEUR

VI.1. — Préliminaires.

Par rapport à ce que l'on observe chez *Eryops* la réduction d'ossification est beaucoup plus accentuée, chez *Metoposaurus*, dans le bassin que dans le train avant. Il faut vraisemblablement en déduire, ainsi que de l'étude du bouclier thoracique de ces animaux, que le mode de déplacement sur terre faisait davantage appel au train avant qu'au train arrière tant pour la sustentation que pour la propulsion.

Le bassin se composait d'une plaque pubo-ischiale très simple, d'un ilion bien développé portant des insertions musculaires assez fortes sans oublier la côte transverse qui achevait la liaison osseuse avec le rachis (fig. 64, 65). Les os de la ceinture sont trouvés en général dissociés, hormis les plaques pubo-ischiales entre elles.

VI.2. — Plaques pubo-ischiales (fig. 63 ; pl. XXVII A et B, C et D).

VI.2.1. — *Généralités.*

Les pubo-ischions ne sont pas des os fragiles et sont donc nombreux dans cette collection. Plusieurs ont été trouvés par paires, connectés mais à plat sur le sol, le rachis reposant sur eux (cf. par exemple pl. XX N). On observe peu de variations dues à la croissance.

La plaque pubo-ischiale a grossièrement la forme d'un demi-cercle. Elle est cependant davantage développée vers l'avant que vers l'arrière et le bord diamétral n'est pas droit mais concave vers l'extérieur. Le bord demi-circulaire participait à la cavité cotyloïde par sa partie antérieure. Par sa partie interne il s'articulait avec la plaque pubo-ischiale adverse. Je lui décrirai donc une face interne, une face externe, un bord circonférentiel symphysaire et articulaire, un bord externe diamétral. Chaque plaque est supposée faire un angle de 30 à 45° avec la verticale.

Source : MNHN, Paris

VI.2.2. — *Face externe ou inféro-externe* (fig. 63 A ; pl. XXVII B et D).

On peut remarquer deux axes de surélévation du plan de cette face (fig. 63 A). Le premier part de l'angle postéro-externe, s'écarte lentement du bord diamétral externe vers l'avant et le dedans pour rejoindre le milieu de la concavité du bord antérieur de cette même face.

Le deuxième axe part du milieu du premier axe et atteint le milieu du bord interne de cette face. Ces deux lignes virtuelles sont matérialisées par deux crêtes mousses.

Entre les axes, la face étudiée se déprime, formant une cuvette antérieure principale et une cuvette postérieure plus petite. Du côté externe du premier axe la surface se déprime vers le bord externe de l'os.

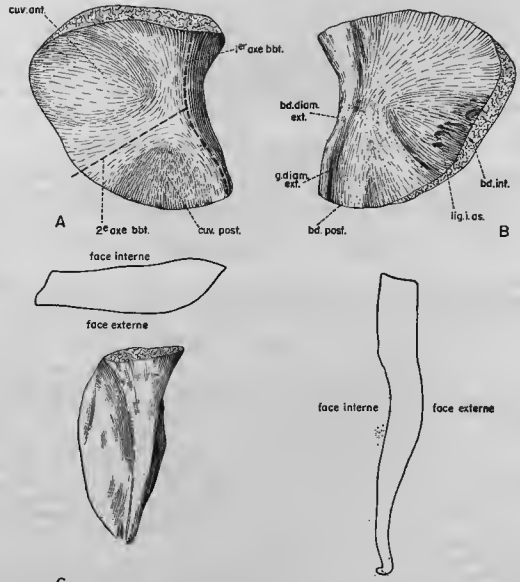


Fig. 63. — *Metoposaurus ouazzoui*. Pubo-ischion gauche.

A. Face externe. — B. Face, interne. — C. vue externe, et contours des faces articulaires, en deux parties.

Ab. bbt. : bombement ; bd.diam.ext. : bord diamétral externe ; bd.int. : bord interne ; bd.pot. : bord postérieur ; cuv.pot. : cuvette postérieure ; g.diam.ext. : gouttière diamétrale externe ; lig.i.os. : insertion du ligament interosseux.

Source : MNHN, Paris

Le bord antérieur de cette face est en S très ouvert : une concavité vers l'avant du côté externe, une convexité vers l'avant du côté interne. Le bord interne et postérieur est régulièrement convexe avec seulement une légère concavité regardant vers l'intérieur et située un peu en avant du deuxième axe de bombement.

On observe un liseré d'insertions capsulaires ou ligamentaires sur les bords antérieur et postéro-latéral de cette face. Le tiers postérieur du bord diamétral est bordé soit par une forte crête sur les grands spécimens, soit par des rugosités sur les individus moyens.

VI.2.3. — *Face interne* (fig. 63 B ; pl. XXVII A et C).

La description de ses bords est à peu près semblable à ce que nous venons de voir pour la face externe, à cette différence près que le bord antérieur est plutôt convexe vers l'avant que sigmoïde tandis que la convexité du bord interne est plutôt moins accusée que sur l'autre face. La surface de l'os montre moins de relief que sur l'autre face mais les insertions que l'on peut y dénoter sont plus fortes du moins sur le spécimen XIII/7/66. On peut y remarquer une gouttière diamétrale externe longeant le bord du même nom, ainsi qu'une cuvette triangulaire ouvrant sur le bord interne. A la périphérie de cette cuvette, près du bord de la face, se voient des traces d'insertions en creux qui peuvent avoir été laissées par un ligament interosseux.

VI.2.4. — *Bord circonférentiel symphysaire et articulaire.*

Il est large et a l'aspect de toutes les surfaces osseuses sur lesquelles s'est insérée une coque cartilagineuse. Sa largeur est maximum dans sa partie antérieure. Il se rétrécit ensuite dans la dernière partie de son parcours, en face de la petite cuvette postérieure de la face externe et se joint au bord diamétral externe.

VI.2.5. — *Bord diamétral externe.*

Il a été décrit en même temps que les faces de l'os. Il n'a pas d'épaisseur et est tranchant. Il servait principalement d'insertion ligamentaire et musculaire.

VI.2.6. — *Cavité cotyloïde et ceinture pelvienne.*

Il est difficile d'imaginer l'extension de la prolongation cartilagineuse du bord circonférentiel. Si l'on se fie à l'observation des bassins retrouvés en connexion, l'écart des deux os qui s'affrontaient, principalement par la partie postéro-interne du bord circonférentiel, ne devait pas être très important (fig. 64 ; pl. XX N). La partie élargie antérieure participait à la formation de la cavité cotyloïde et l'importance de la plage cartilagineuse devait être à cet endroit considérable.

L'acétabulum cartilagineux devait se trouver à la jonction ilion-partie antérieure du bord circonférentiel, le fémur prenant son appui principal sur l'ilion. La faiblesse d'une telle articulation est certaine. Il est probable que le train arrière avait davantage un rôle propulsif que sustentateur. Les muscles adducteurs du fémur n'avaient qu'une insertion restreinte sur la plaque puho-ischiale et leur angle de traction était probablement trop ouvert vers le bas pour qu'ils eussent un autre effet que de maintenir le fémur en position de pulsion-avant sur l'ilion, en locomotion terrestre au moins. C'est ce que semble confirmer l'observation de l'ilion.

Chez les Eryopsidés nous avons généralement un ilion dorsal vertical, un ischion assez grand et un pubis plus petit. L'acetabulum se trouve à la rencontre des trois pièces comme chez les vertébrés. Notons cependant que chez les Branchiosaures le pubis n'est pas ossifié.

Des conditions correctes de support du train arrière seraient : un ilion s'articulant à la partie supérieure d'une plaque pubo-ischiale complète, avec la disposition anatomique conforme : pubis en avant et en bas, ischion en arrière et en haut.

Source : MNHN, Paris

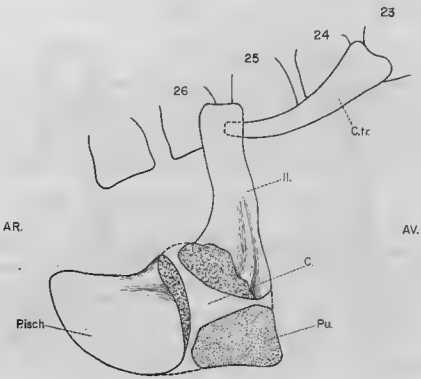


FIG. 64. — *Metoposaurus ouazzoui.*

Mise en place schématique des os de la ceinture pelvienne droite en vue latérale.

Ab. — AR. : arrière ; AV. : avant ; C. cavité cotyloïde ; C.tr. : côte transverse ; Il. : ilion ; P.isch. : pubo-ischion ; Pu. : pubis.

Chez *Metoposaurus ouazzoui* tout laisse supposer que l'articulation ilio-puho-ischiale est comme déportée vers l'avant, avec une ossification supérieure ou plutôt supéro-antérieure : l'ilion, un cartilage antérieur d'extension inconnue et une ossification postérieure appelée pubo-ischion. Dans ce dernier la part revenant à l'ischion sensu stricto est inappréciable. Il me semblerait logique d'en faire pour l'essentiel un ischion, le puhis étant alors considéré comme cartilagineux (cf. fig. 64).

Un point serait intéressant à préciser : la hauteur du train arrière. Elle dépend entre autre de l'angle entre elles des plaques puho-ischiales et de leur position par rapport aux ilions et aux côtes transverses. Si les plaques pubo-ischiales étaient disposées dans un plan presqu'horizontal et situées nettement en arrière de l'insertion rachidienne des côtes transverses et des ilions (fig. 64), alors la ceinture était très basse et le train arrière ne pouvait avoir qu'un rôle propulsif. Cette disposition pourrait être suggérée à première vue par l'observation de la symphyse pubienne de certains spécimens où les plaques pubo-ischiales sont jointives par leurs hords internes et disposées dans un plan horizontal (pl. XX N par exemple). Mais en fait il est naturel de retrouver ces os couchés après fossilisation. Quant à leur position par rapport à la vertèbre d'insertion de la côte transverse, elle est impossible à préciser étant donné les conditions de fossilisation.

Si au contraire la ceinture était nettement plus haute que dans l'hypothèse précédente, alors le train arrière pouvait avoir un certain rôle sustentateur : au moins celui de décoller l'animal du sol pour lui faciliter la propulsion. Cet effet mécanique peut être obtenu en admettant que côte transverse, ilion et plaque pubo-ischiale se soient trouvées en position davantage transversale et que l'angle des plaques puho-ischiales ait été plus fermé que dans la précédente hypothèse. Du même coup le bras de levier des muscles adducteurs s'insérant sur la plaque ventrale de la ceinture aurait été plus fort et aurait autorisé une sustentation plus efficace.

Source : MNHN, Paris

VI.3. — L'ILION.

VI.3.1. — *Généralités.*

Pour cette description l'ilion sera supposé orienté verticalement et je lui décrirai deux faces, deux bords et de faces articulaires. Mais il faut souligner dès maintenant l'extrême variabilité de l'os, surtout de son extrémité inférieure. Cette dernière est en général très élargie dans le sens antéro-postérieure (deux fois et demi la largeur du corps de l'os parfois). L'os présente aussi un corps cylindrique aplati et légèrement sigmoïde, une extrémité supérieure de largeur à peine plus grande que le corps et que je décrirai en même temps que ce dernier, comme du reste l'extrémité inférieure.

VI.3.2. — *Face externe* (fig. 66 A ; pl. XXVII K et L, XXVIII A).

Dans sa moitié supérieure elle est relativement plane, ne montrant que quelques tubérosités d'insertions musculaires le long des bords postérieur et antérieur, en particulier une crête oblique externe inconstante (cf.ob.ext. : pl. XXVII J, L), partant du bord antérieur, un peu au-dessus de son milieu et se dirigeant vers l'angle supéro-postérieur de l'ilion. On note aussi la présence de stries d'insertion perpendiculaires au bord supérieur de cette face. Sur certains spécimens ces stries descendent assez bas sur la face externe (jusqu'à l'union du tiers supérieur et du tiers moyen). Sur d'autres spécimens les tubérosités citées plus haut s'ordonnent en deux crêtes mousses respectivement parallèles aux deux bords principaux de cette face. Mais ce qui caractérise le plus l'ilion et la face externe de l'ilion en particulier, est la morphologie de la moitié inférieure de cette face. La face articulaire inférieure de l'os

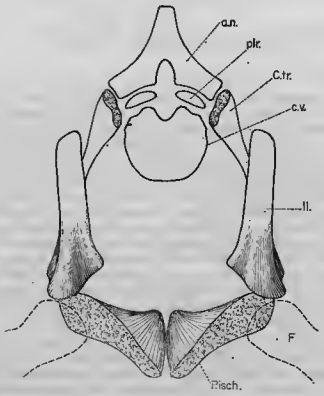


FIG. 65. — *Metoposaurus ouazzoui.*
Mise en place schématique des os de la ceinture pelvienne en vue antérieure.
Ab. — Comme pour la figure 64 avec en plus : a.n. : arc neural ; c.v. : centre vertébral.

Source : MNHN, Paris

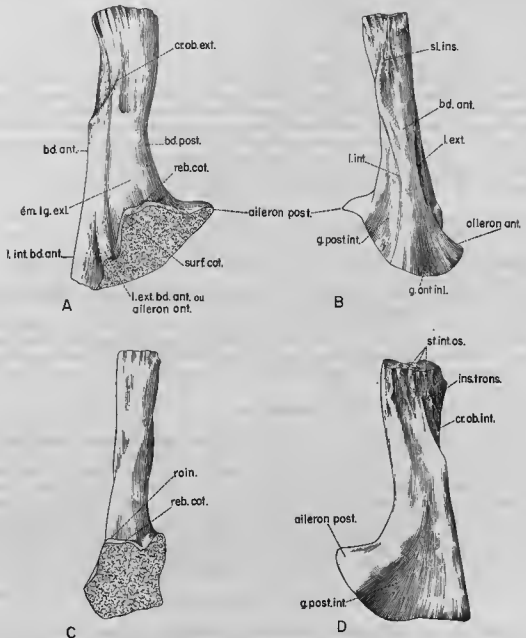


Fig 66. — *Metoposaurus ouazzoui*. Ilion gauche.

A. Face externe. — B. Vue antérieure. — C. Vue postérieure. — D. Face interne.

Ab. — bd.ant. : bord antérieur ; bd.post. : bord postérieur ; cr.ob.ext. : crête oblique externe ; cr.ob.int. : crête interne ; g.ant.int. : gouttière antéro-interne ; g.post.-int. : gouttière postéro-interne ; ins.trans. : traces d'insertion transversales. l.ext., l.int. : lèvres externe et interne du bord postérieur ; rain. : rainure ; reb.cot. : rebord cotyloïdien ; st.int.os. : stries d'insertion des ligaments interosseux ; surf. cot. : surface cotyloïdienne.

Source : MNHN, Paris

est très oblique par rapport à son axe, regardant vers le bas et l'extérieur. Cette obliquité accuse davantage les reliefs de la partie inférieure de la face externe. Une forte éminence s'y différencie : l'éminence longitudinale externe : (fig. 66 A : émi.leg.ext.). Elle prend naissance un peu au-dessous du milieu du corps de l'os et se dirige verticalement vers le bord inférieur de la face externe (bord supérieur de la surface cotyloïde). L'éminence se traduit au niveau de la face articulaire externe par une importante convexité vers le haut et l'extérieur. A l'aboutissement de la tubérosité le bord est fortement en relief. Ce ressaut est davantage accusé encore par une rainure profonde qui le circonscrit sur tout son pourtour c'est-à-dire en demi-cercle (cf. fig. 66 A et C ; pl. XXVII K et L, XXVIII A : rain. et reb.cot.).

L'éminence externe décrite était dans le prolongement du corps de l'os. La partie la plus inférieure de cette éminence, c'est-à-dire la partie du rebord cotyloïdien en demi-cercle qu'elle détermine, mais surtout la partie de la surface articulaire inférieure qui est circonscrite par le rebord et la rainure parallèle, sont encadrés en avant et en arrière par deux « ailerons » de l'extrémité inférieure de la face externe. Ces deux ailerons élargissent considérablement l'extrémité inférieure de l'ilion. L'aileron antérieur est constitué par la lèvre externe du bord antérieur de l'ilion. L'aileron postérieur est l'aboutissement inférieur du bord postérieur de l'ilion. C'est une tubérosité triangulaire lamellaire mais épaisse.

VI.3.3. — *Face interne* (fig. 66 D, pl. XXVII I, J, M).

Le tiers inférieur de cette face est déprimé par une gouttière sensiblement triangulaire à sommet supérieur.

Le tiers moyen est dépourvu de relief, sauf dans sa partie supérieure où en général commence déjà à se différencier tout un ensemble d'insertions.

Le tiers supérieur de cette face de l'ilion porte, du côté antérieur surtout, de nombreuses crêtes et rides parallèles d'insertions qui se dirigent vers le haut et un peu vers l'arrière. Elles varient beaucoup selon les os. L'une de ces crêtes est plus constante et plus forte que les autres : c'est la crête oblique interne (cr.ob.int.) qui commence parfois à apparaître dès la partie supérieure du tiers moyen de cette face.

VI.3.4. — *Bord antérieur* (fig. 66 B ; pl. XXVIII B).

Il est presque rectiligne. Il dessine cependant deux légères concavités vers l'avant, dans sa moitié supérieure et sa moitié inférieure. A l'union de son tiers moyen et de son tiers inférieur il se bifurque vers le bas. Les deux lèvres déterminent une surface triangulaire qui est déprimée par rapport à ses bords. La lèvre interne est épaisse. La lèvre externe est mince et lamellaire. Elle se projette vers la face externe formant l'aileron antérieur de l'ilion. Dans sa partie supérieure le bord antérieur est accompagné par de fortes crêtes d'insertion qui lui sont parallèles et qui font partie de l'ensemble d'insertions décrit sur la face interne à l'union des tiers supérieurs et moyens (crête oblique). Parfois, les traces d'insertions citées sont surmontées d'une sorte d'enfoncement du bord antérieur (fig. 66 D ; pl. XXVII I, J, L). Il est possible qu'il s'agisse toujours de l'attache de l'ilio-caudalis.

VI.3.5. — *Bord postérieur* (fig. 66 C).

Il est concave vers l'arrière dans son ensemble mais dessine une légère convexité vers l'arrière dans son tiers supérieur, une forte concavité vers l'arrière dans sa moitié inférieure (fig. 66 A ; pl. XXVII I à M, XXVIII A). Il est mousse mais peu large, même étroit, dans ses tiers supérieur et inférieur. Dans sa partie la plus inférieure il projette fortement vers l'arrière un processus lamellaire triangulaire que j'appellerai aileron postérieur de l'ilion (fig. 66 A et pl. XXVIII A).

VI.3.6. — *Face articulaire ilio-transversaire (ilio-sacrée).*

Le pourtour de cette face articulaire (faces externe et interne de l'os) est bordé par des stries d'insertion perpendiculaires à son bord péripbérique. Elle est très légèrement déprimée par rapport

Source : MNHN, Paris

à ses bords. Le fond de cette cuvette est, ici également, fait d'os à texture très lâche. Il est probable que sur cette surface s'articulait l'extrémité inférieure de la côte transverse.

VI.3.7. — *Face articulaire inférieure.*

Elle contribuait par l'intermédiaire de son revêtement cartilagineux à la formation de l'acetabulum. Elle est de forme plus ou moins trapézoïdale, forme qui est due aux processus constitués par les ailerons antérieur et postérieur ainsi que par l'éminence externe (fig. 66 A et pl. XXVII K). Sa constitution osseuse est la même que celle décrite sur toutes les surfaces épipbysaires des os longs de ces fossiles, c'est-à-dire de l'os friable interpénétré de gangue. Les côtés du trapèze sont concaves vers l'intérieur. En fait le contour de cette face est très variable selon les individus considérés et leur stade de croissance. La face articulaire de l'éminence externe devait constituer la butée osseuse principale du cotyle.

VI.3.8. — *Variations.*

Elles sont considérables. Les courbures de l'os varient peu. La morphologie et les reliefs décrits sur sa moitié supérieure sont également assez constants. Par contre la morphologie de la moitié inférieure de l'os est très variable. En particulier l'importance de l'aire circonscrite par les deux lèvres du bord antérieur de l'os peut croître considérablement et ce triangle peut alors constituer une véritable troisième face de l'os en même temps que son plan tend à faire un angle dièdre aigu avec celui de la face interne. Cette disposition tend à diminuer la dimension antéro-postérieure relative de l'os au niveau de l'extrémité inférieure et à augmenter sa largeur relative intéro-externe.

VI.4. — Fémur.

On peut le considérer comme fait de trois parties d'égales importances : un corps et deux extrémités. Les extrémités sont plus larges que le corps mais sans rien de comparable à ce que nous avons vu avec l'humérus. Les extrémités sont aplaties selon deux plans presque perpendiculaires. L'os est supposé horizontal orienté dans un plan transversal.

VI.4.1. — *Corps de l'os.*

Il présente trois faces, deux bords mousses et un bord ventral différencié en une forte carène. Cette carène joint le sommet d'une grande surface d'insertion triangulaire interne (trochanter), médiale, au sommet de la dépression triangulaire de la face ventrale de l'extrémité distale de l'os. Cette carène est aiguë tranchante. Les faces du corps de l'os sont lisses. Il est probable que l'équivalent du crural (Romer, 1922, pp. 581-582) s'insérait sur la face dorsale, les adducteurs sur le flanc antérieur de la crête ventrale, les adducteurs ou rétropulseurs du fémur sur le flanc postérieur de la crête ventrale.

VI.4.2. — *Extrémité externe.*

De forme triangulaire elle est aplatie dorso-ventralement. On peut lui distinguer une face ventrale, une face dorsale, un bord antérieur et un bord postérieur, sans compter la face articulaire correspondante. Par rapport à l'axe du corps de l'os et de l'extrémité interne elle est un peu déportée vers l'arrière et le bas.

VI.4.2.1. — *Face ventrale* (fig. 67 D ; pl. XXVII E et G).

Elle est triangulaire et déprimée, son sommet étant situé à la partie distale de la crête ventrale du corps de l'os, sa base étant le bord de la face articulaire. La carène ventrale du corps de l'os vient

Source : MNHN, Paris

mourir sur cette face environ à l'union du quart externe et des trois quarts internes de l'os. On peut noter sur certains spécimens des trous vasculaires sur cette face.

VI.4.2.2. — *Face dorsale* (fig. 67 B ; pl. XXVII F et H).

Triangulaire à base externe elle est déprimée par une profonde gouttière à sommet interne et base externe. Cette gouttière est profonde du côté externe et diminue de profondeur médialement. On note de profondes stries d'insertions perpendiculaires au bord externe de l'os.

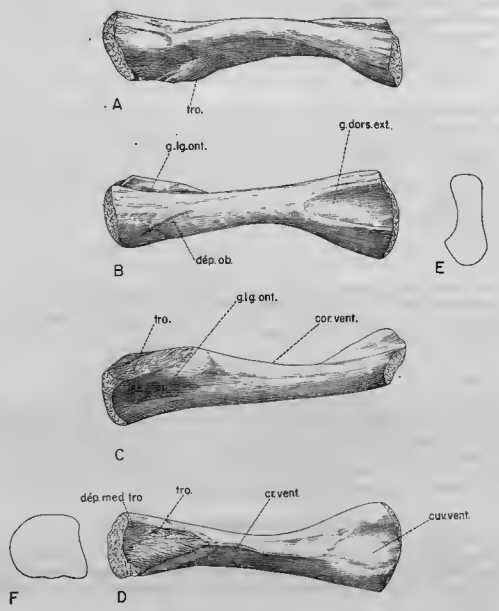


Fig. 67. — *Metoposaurus ouazzoui*. Fémur droit.

A. Vue postérieure. — B. Vue dorsale. — C. Vue antérieure. D. Vue ventrale.

Ab. — car.vent. : carène ventrale ; cr.vent. : crête ventrale ; cuv.vent. : cuvette ventrale ; dép.méd.tro. : dépression médio-trochantérienne ; g.dors.ext. : gouttière dorsale externe ; g.lg.ant. : gouttière longitudinale externe ; tro. : trochanter.

Source : MNHN, Paris

V1.4.2.3. — *Bord antérieur* (fig. 67 C ; pl. XXVII F).

Presque rectiligne et même aligné avec le bord correspondant de l'extrémité interne, il est mousse et lisse dans sa partie la plus interne, très rugueux dans sa partie externe (distale) là où s'insérait probablement le ligament latéral antérieur de l'articulation fémoro-tibiale.

V1.4.2.4. — *Bord postérieur* (fig. 67 A ; pl. XXVII E).

Il est un peu plus aigu que le bord antérieur. Dans sa partie externe il est, comme le précédent, très rugueux (insertion probable du ligament latéral postérieur).

V1.4.3. — *Extrémité interne.*

V1.4.3.1. — *Généralités.*

Elle est aplatie, prismatique à base plus ou moins quadrilatère. Sur les plus gros spécimens la forme de la base est très variable. Elle est un peu plus large du côté ventral que du côté dorsal. On peut lui décrire des faces antérieure, dorsale, ventrale, postérieure, et une face articulaire.

La structure la plus remarquable de cette extrémité est le système trochantérien de sa face ventrale. Il est impossible d'y individualiser plusieurs tubérosités ; tout au plus peut-on noter l'existence sur certains spécimens, de quelques aspérités isolées, du côté postérieur de la tubérosité trochantérienne. Ces aspérités pourraient être les équivalents d'autres trochanters rencontrés dans d'autres groupes (cf. Romer, 1922).

V1.4.3.2. — *Face ventrale* (fig. 67 D ; pl. XXVII E et G).

Le trochanter lait suite distalement à la crête ventrale du corps de l'os. Elle vient mourir au sommet du trochanter. Ce dernier est une surface triangulaire rugueuse qui est en général déprimée légèrement, parcourue longitudinalement par des stries d'insertions musculaires. Du côté médial, entre le trochanter et la face articulaire, prend place une dépression trapézoïdale ou triangulaire (fig. 68 D : dép.méd.troch. ; pl. XXVII E). Cette gouttière à axe longitudinal est encadrée en avant et en arrière par deux crêtes mousses. La crête antérieure, rugueuse, lait encore partie du trochanter. Il s'y insérait probablement le pubo-ischio-lemoralis interne. La crête bordante postérieure de la dépression ne lait pas partie du trochanter. Elle est courte et se perd distalement sur le flanc postérieur du trochanter. En réalité cette dépression médiotrochantérienne est lonction du stade de croissance de l'animal et se trouve développée surtout chez les plus petit individus. Elle peut être alors de surface plus importante que le trochanter lui-même qui, parallèlement, tend à se déprimer, se réduire jusqu'à n'être plus qu'une tubérosité conique. Sur certains spécimens, le plus souvent assez grands (fig. 67 D), la dépression médio-trochantérienne se réduit à une petite aire lisse médio-postérieure par rapport au trochanter.

Cette variation peut indiquer l'importance relative plus grande prise par les adducteurs et fléchisseurs de la cuisse dans les stades de croissance tardils.

V1.4.3.3. — *Face dorsale* (fig. 67 B ; pl. XXVII F et H).

Elle lait suite à la lois au bord postérieur et à la face dorsale du corps de l'os. Sur les plus grands spécimens elle est irrégulière, traversée par une dépression oblique vers l'avant et le dehors (dép.oh. : fig. 67 B). Sa partie interne est lortement striée perpendiculairement au bord interne. Dans l'ensemble elle est convexe transversalement. Sur certains spécimens elle se réduit à un bord tranchant (X111/7/66, non figuré). Elle est de morphologie encore plus variable que la lace ventrale.

V1.4.3.4. — *Face antérieure* (fig. 67 C ; pl XXVII F).

De lorme plus ou moins trapézoïdale elle est légèrement déprimée, surtout dans sa partie interne, en gouttière longitudinale venant mourir sur le corps de l'os. La lèvre dorsale de cette gouttière est

Source : MNHN, Paris

constituée par le bord antérieur de la face dorsale de l'os. Sa lèvre ventrale est constituée par une crête mousse très courte située au-dessus du trochanter sur la face antérieure et sensiblement parallèle à l'axe du fémur. Cette crête est large, rayée par des stries d'insertion. La partie la plus interne de cette face, le long du bord de la face articulaire, porte des traces d'insertion de capsule et de ligaments (petites stries perpendiculaires au bord et petites cupules).

VI.4.3.5. — *Face postérieure* (fig. 67 A ; pl. XXVII E).

Elle est également de forme à peu près trapézoïdale. Sur beaucoup de spécimens, surtout des petits individus, elle est traversée longitudinalement par une éminence encadrée par deux gouttières. Cette crête mousse fait suite au bord postérieur du corps de l'os. Cette morphologie n'est cependant pas la seule observée et sur les plus gros spécimens cette face est plutôt plane, sans relief particulier, ou légèrement déprimée distalement (g.lg.post. : pl. XXVII E). Le bord postérieur du corps de l'os vient alors se terminer au dessus de cette dépression.

VI.4.4. — *Faces articulaires.*

VI.4.4.1. — *Face articulaire proximale.*

La surface d'insertion de la tête fibro-cartilagineuse du condyle a une forme extrêmement variable, triangulaire, trapézoïdale ou pentagonale selon la morphologie des faces ou des bords de l'extrémité interne (fig. 67 F). Le bord antérieur de la face ventrale détermine toujours sur le contour de la face articulaire un cap arrondi. La dépression située en dedans et en arrière du trochanter se traduit par un golfe souvent très marqué. La face dorsale de l'extrémité interne se traduit par une convexité, les faces antérieure et postérieure par deux bords droits ou concaves vers l'intérieur de la face articulaire.

VI.4.4.2. — *Face articulaire distale* (fig. 67 E).

Sa forme est grossièrement celle d'un chiffre huit. Les boucles du huit sont en fait très irrégulières et plutôt rectangulaires ou trapézoïdales. La boucle la plus large est la postérieure. La constriction médiane du huit est déterminé par l'aboutissement sur le bord périphérique de la surface articulaire des gouttières décrites sur les faces ventrale et dorsale de l'extrémité externe, la concavité due à la gouttière dorsale étant la plus marquée.

VI.4.5. — *Variations.*

Les unités structurales sont particulièrement constantes sur le fémur. Les principales variations, qui tiennent finalement peu au stade ontogénique de l'animal, peuvent se manifester au niveau de l'appareil trochantérien : la dépression médio-trochantérienne peut ou bien être presqu'inexistante (fig. 67) ou bien au contraire se développer considérablement tandis qu'au contraire le trochanter se réduit à un tubercule, tubercule qui peut d'ailleurs être très fort (fig. 68).

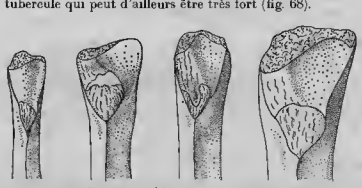


FIG. 68. — *Metoposaurus ouazzoui.*
Quatre variations morphologiques du trochanter et de la dépression médio-trochantérienne.

Source : MNHN, Paris

La variation s'exprime aussi au niveau de la largeur dorso-ventrale de l'os, variation qui est liée à la hauteur plus ou moins grande du trochanter et consécutivement à la hauteur de la carène ventrale de l'os.

VI.5. — Tibia.

VI.5.1. — *Généralités.*

La morphologie de cet os varie autant que celle de l'ilion en fonction du stade de croissance de l'animal.

On le supposera orienté verticalement.

La principale caractéristique de cet os est de présenter une extrémité proximale environ deux fois plus large que ne l'est le corps de l'os, l'extrémité distale étant simplement un peu plus large que le corps.

On ne dénote aucune torsion de l'os. Ce caractère, déjà noté pour le fémur, pourrait témoigner, en partie au moins, du rôle uniquement pulseur du membre postérieur.

VI.5.2. — *Corps de l'os.*

Sa section est à peu près triangulaire. On peut lui reconnaître trois faces. Il est grossièrement prismatique à base triangulaire. On ne peut souvent distinguer que deux faces sur les plus petits spécimens.

VI.5.2.1. — *Face externe.*

Elle est très légèrement excavée par une gouttière longitudinale (fig. 69 A ; pl. XXVIII I, L), bien visible sur l'individu XIII/10/66. Cette gouttière est longée en avant par le bord externe.

VI.5.2.2. — *Face interne.*

(Elle est plus précisément postéro-interne). Cette face est faiblement déprimée par une gouttière longitudinale (fig. 69 C et D ; pl. XXVIII J, M, O).

Entre ces deux faces le bord postérieur est tranchant. S'y insérait probablement une lame inter-osseuse péronéo-tibiale.

VI.5.2.3. — *Face antérieure* (fig. 69 B).

Elle présente une crête principale d'insertion inconstante, que l'on trouve surtout sur les plus gros spécimens, ainsi que une ou deux autres crêtes qui séparent des vallées et sont plus ou moins constantes. Ces reliefs sont à peine ou pas apparents sur le plus petit des spécimens étudiés (XIII/13/66 (1)). Les bords externe et interne qui encadrent la face antérieure sont bien marqués mais cependant moins tranchants que le bord postérieur.

VI.5.3. — *Extrémité proximale.*

Nous y retrouvons les mêmes unités que sur le corps.

VI.5.3.1. — *Face externe.*

Elle est déprimée par la prolongation de la gouttière étudiée sur le corps. Cette gouttière va ici en s'élargissant vers le haut (fig. 69 A ; pl. XXVIII I, L).

Source : MNHN, Paris

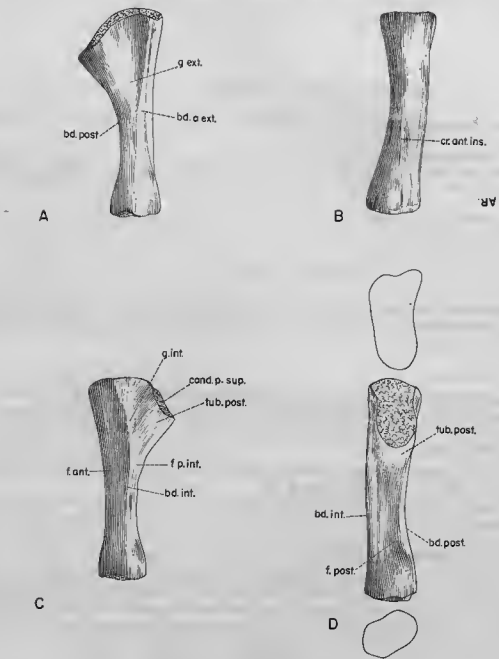


FIG. 69. — *Metoposaurus ouazzoui*. Tibia droit.

A. Face externe. — B. Face antérieure. — C. Vue interne. — D. Vue postérieure.

Ab. — bd.ext. : bord externe ; bd.int. bord interne ; bd.post. : bord postérieur ; cond.post.sup. : condyle postéro-supérieur ; cr.ant.ins. : crête antérieure d'insertion ; f.ant. : face antérieure ; f.post. : face postérieure ; g.int. : gouttière interne ; tub.post. : tubercule postérieur ;

Source : MNHN, Paris

VI.5.3.2. — *Face interne* (fig. 69 C et D ; pl. XXVIII J, M, O).

Elle ne présente une prolongation de la gouttière du corps que sur sa partie antérieure. Sa partie postérieure est constituée par le contrefort (tubérosité postérieure) du condyle postéro-supérieur. Ce contrefort fait suite en haut d'une part au bord postérieur de l'os, d'autre part à la partie postérieure de la face interne. Il est en demi-cône à base supérieure (proximale). Sur le plus grand des tibias étudiés il est parcouru par plusieurs rainures qui partent du bord proximal de ce tubercule. Certains des plus gros tibias sont aplatis de l'extérieur vers l'intérieur et le contrefort est lui-même estompé, le bord postérieur finissant par être tranchant.

VI.5.3.3. — *Face antérieure* (fig. 69 B).

Elle fait suite sans modification importante à la face correspondante du corps de l'os. Mais les crêtes et les vallées qui avait été observées sur le corps de l'os font place ici à un système irrégulier de rugosités.

VI.5.3.4. — « *Plateau tibial* » (fig. 69 D).

La surface articulaire supérieure a une forme généralement trapézoïdale mais elle peut être en huit, en haricot. On ne peut y déceler aucun autre caractère particulier.

VI.5.4. — *Extrémité distale.*

On y retrouve les unités décrites sur le corps de l'os, moins nettement cependant. On ne peut y noter aucune structure particulière.

La surface articulaire elle-même (fig. 69 D) est de forme ovalaire sur le plus petit spécimen, de contour beaucoup plus irrégulier sur le plus gros. Elle est davantage excavée que le plateau tibial.

VI.6. — Péroné (fig. 70 ; pl. XXVIII C à H).

VI.6.1. — *Généralités.*

C'est un os caractéristique. Au même titre que le fémur sa forme ne diffère que peu en fonction du stade de croissance de l'animal. Les variations individuelles dans un même stade de croissance sont également minimes.

L'os sera supposé orienté verticalement.

En vue de la description on peut distinguer au péroné deux extrémités triangulaires affrontées par leurs sommets, ces sommets se situant dans un corps court et étroit que les épiphyses sont très larges, surtout l'inférieure.

Je décrirai au péroné deux faces, interne et externe, deux bords, antérieur et postérieur, deux faces articulaires, proximale et distale. Une distinction sera faite entre corps de l'os et extrémités dans le cadre de la description de la face interne de l'os. Précisons encore que l'os a subi une légère torsion, surtout accentuée sur les plus grands spécimens. Chez ceux-là le plan de l'extrémité inférieure fait un angle d'environ 20° avec celui de l'extrémité supérieure. Cette torsion est surtout accentuée du côté de la face interne par l'existence du tubercule que je décrirai à l'angle antéro-inférieur.

VI.6.2. — *Face externe* (fig. 70 A ; pl. XXVIII C, E, G).

Si l'on excepte le mouvement de torsion décrit, la face externe est lisse et montre seulement une crête courbe disposée sur le corps de l'os, s'atténuant vers les extrémités et plus ou moins proche du bord antérieur. L'os est concave dans la moitié supérieure, plat ou légèrement déprimé dans la moitié inférieure (spécimens XIII/10/66 et XIII/12/65).

Source : MNHN, Paris

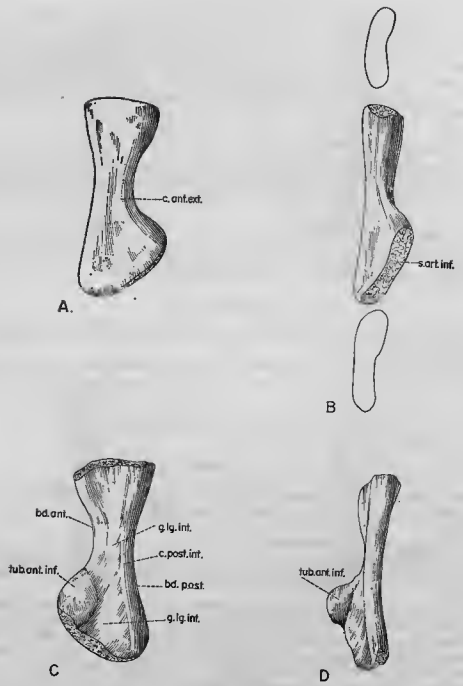


FIG. 70. — *Metoposaurus ouazzoui*. Péroné droit.

A. Face externe. — B. Vue antérieure. — C. Face interne. — D. Vue postérieure.

Ab. — bd.ant. : bord antérieur ; bd.post. : bord postérieur ; c.ant.ext. : crête antéro-externe ; c.post-int. : crête postéro-interne ; g.lg.int. : gouttière longitudinale interne ; s.art.inf. : surface articulaire inférieure ; tub.ant.inf. : tubercule antéro-inférieur.

Source : MNHN, Paris

VI.6.3. — *Face interne* (fig. 70 C ; pl. XXVIII D, F, H).

VI.6.3.1. — *Extrémité supérieure.*

Une ensellure triangulaire peu profonde à base supérieure dont les bords antérieur et postérieur sont parallèles aux bords correspondants de l'os déprime cette partie de l'os. La limite postérieure de cette face est marquée par une crête qui se prolonge jusqu'à l'extrémité inférieure de l'os.

VI.6.3.2. — *Extrémité inférieure.*

Son bord inférieur est convexe vers le bas. On peut distinguer deux parties sur cette face interne : l'une, qui est la prolongation de la face correspondante du corps de l'os et qui présente les mêmes caractéristiques. L'autre, antéro-inférieure, qui est marquée par un gros tubercule. C'est la structure essentielle de l'os, et au moins celle qui permet de ne pas hésiter quant à son identification. La surface de cette éminence triangulaire à base postérieure peut porter des rugosités chez les plus gros spécimens. Étant donné la position presqu'axiale de cette éminence, on peut se demander si des muscles pronateurs puissants ne s'y inséraient pas, favorisant une action des membres postérieurs en rétropulsion, en rame, dans l'eau comme sur terre. Cette insertion se retrouve chez *Eryops*.

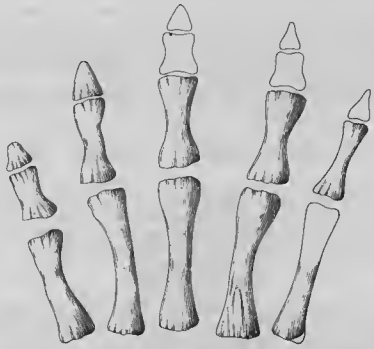


Fig. 71. — Reconstitution du pied de *Metoposaurus ouazzoui*.

VI.6.4. — *Bord antérieur* (fig. 70 B).

Il est fortement concave vers l'avant, c'est-à-dire vers le tibia. Il est mousse, sauf juste au-dessus de l'éminence de l'angle antéro-externe de l'os. A cet endroit il est pincé.

VI.6.5. — *Bord postérieur* (fig. 70 D).

Il est presque droit, marquant seulement une légère concavité vers l'arrière au niveau du corps de l'os. Il est plus mousse que le précédent.

Source : MNHN, Paris

V1.6.6. — *Face articulaire supérieure* (proximale).

Ses contours irréguliers forment une surface allongée et déprimée (fig. 70 B).

V1.6.7. — *Face articulaire inférieure* (distale).

Elle est plus aplatie que la précédente. C'est une surface très étroite, allongée en arc de cercle, montrant simplement un petit épaississement du côté de l'extrémité antéro-exerne, épaississement dû à l'existence de l'éminence d'insertion (fig. 70 B).

V1.7. — Tarsiens, métatarsiens et phalanges (pl. XXIX D).

Le tarse, comme le carpe, devait être entièrement cartilagineux. Je n'ai jamais rencontré aucune structure osseuse pouvant faire penser à des os du tarse.

Comme pour les métacarpiens et les phalanges il est difficile de différencier métatarsiens et phalanges du pied.

Ce sont également des os assez longs (le rapport longueur/largeur des métatarsiens les plus longs est voisin de 6,5, ce qui est le rapport constaté pour la main). Là encore leur face dorsale est souvent davantage bombée que la face ventrale. Le rapport largeur de l'épiphyse/largeur de la diaphyse est peut-être un peu plus grand pour la main (voisin de 1,8-2) que pour le pied. Mais cela ne peut constituer qu'une remarque sans portée diagnostique.

Les mêmes remarques métriques peuvent être faites à propos des phalanges.

VII. — DÉFINITION DU FOSSILE

Classe Amphibia.
Ordre Temnospondyli.
Sous-ordre Sterospondyli.
Famille Metoposauridae.
Genre *Metoposaurus*.
Espèce *ouazzoui* sp. n.

Dérivation du nom d'espèce. — Le nom d'espèce est dédié à Mohamed Ouazzou qui fut chef de chantier sur le gisement X111 et l'un des principaux artisans du succès de son exploitation.

Diagnose générique. — C'est celle du genre *Metoposaurus*.

Diagnose spécifique. — Il est hors de proportion de condenser dans le cadre d'une diagnose la description précédente. Rappelons qu'elle intéresse l'ensemble du squelette et permettrait de compléter la diagnose générique. Proposer une diagnose ne me paraît pas un acte indispensable, en l'occurrence, et je renvoie à la description ci-dessus.

Syntypes — On considèrera comme des syntypes les spécimens cités en 1.1 de la 2e partie.

Localité-type. — Village d'Azarifen. Sud d'Imi N'Tanoute. Atlas occidental marocain. Gisement numéroté X111 (nomenclature Dutuit) et de coordonnées 161/458 (cf. p. 37).

Stratigraphie. — Base du t^5 (« grès et argiles silteuses rouges ») dont la nomenclature de M. Tixeron (publiée ici).

Source : MNHN, Paris

TROISIÈME PARTIE

DESCRIPTION DE *METOPOSAURUS AZEROUALI*

I. — PRÉLIMINAIRES

Il n'existe qu'un seul crâne de cette espèce hormis peut-être le crâne du gisement VII bis figuré pl. XLIII E. Le crâne figuré pl. XLIII F et provenant aussi du sommet du t^5 est encore davantage d'attribution hasardeuse.

Clavicules et interclaviculе nous sont également connues (pl. XXXV à XLII).

Aucun autre os du squelette axial ou appendiculaire n'a été découvert, si l'on excepte toutefois quelques pièces provenant du gisement VII bis (cf. p. 176, pl. XLII E, XLIII G, H, I), s'il s'agit bien d'un *Metoposaurus azerouali*.

Les os décrits proviennent du gisement d'Imziln (cf. p. 33, pl. III 2), gisement de type diffus (cf. p. 31). Ils ont été extraits des bancs gréso-argilo-lithiques situés sous le banc de grès inférieur de la falaise. Mais il semblerait, d'après des restes fragmentaires découverts au-dessus de ce même banc de grès, que la même forme pût exister dans les couches situées au-dessus du banc de grés défini plus haut. On trouve également *Metoposaurus azerouali* dans les niveaux correspondant de la falaise de grès roses, en bordure de la vallée Irohalène : fragments de clavicules ou d'interclaviculеs, fragments de toit crânien, etc...

Les restes osseux d'Imziln sont fossilisés dans une première enveloppe de gangue extrêmement dure, décolorée, parfois parcourue par des filonnets de calcite qui rendent la distinction difficile entre os et gangue. C'est par exemple le cas de l'arrière-crâne et des fosses otiques : le stapes y est visiblement présent mais son dégagement précis par des moyens mécaniques a été rendu impossible par la présence de nombreuses travées de calcite autour de l'os, travées qui dissimulent les contours osseux.

II. — DESCRIPTION DU CRÂNE

II.1. — Caractères généraux (cf. fig. 72 ; pl. XXXV).

II.1.1. — *Morphologie générale et métrique.*

Cette espèce appartient sans aucun doute à la famille des Métoposauridés : par sa morphologie générale, par la position très antérieures des orbites, par l'aplatissement du crâne mais aussi par ses grandes dimensions bien que ce dernier critère ne soit pas toujours très significatif.

Au niveau des caractères généraux, *Metoposaurus azerouali* diffère de *Metoposaurus ouazzoui* principalement par :

a) Les proportions du crâne et de ses structures principales. Sur *Metoposaurus azerouali* le rapport :

Distance séparant la transversale du bord postérieur des orbites du bord postérieur des post-pariétaux/largeur maximum du crâne = 0,65 environ alors que chez *Metoposaurus ouazzoui* ce rapport est de 0,48.

Source : MNHN, Paris

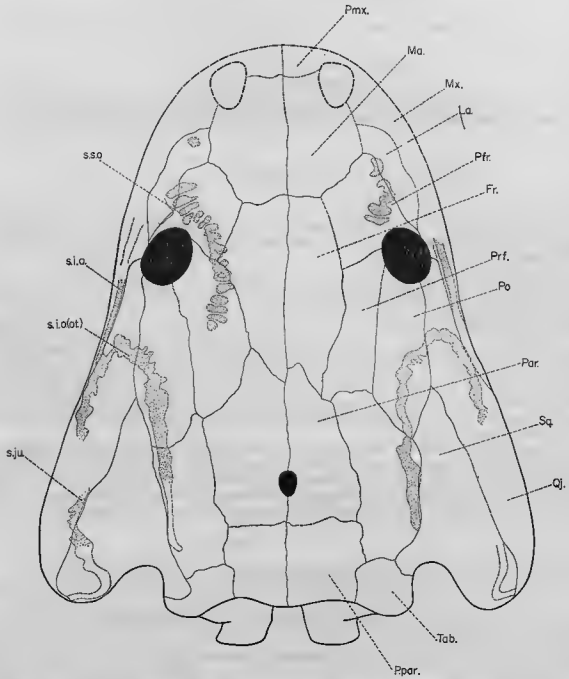


Fig. 72. — Reconstitution du toit crânien de *Metoposaurus azerouali*.

Ab. — Fr. : frontal ; s.i.o. : sillon infra-orbitaire ; La. : lacrymal ; Mx. : maxillaire ; Na. : nasal ; Par. : pariétal ; Pfr. : préfrontal ; Pmx. : prémaxillaire ; Po. : post-orbitaire ; Ppar. : post-pariétal ; Prf. : préfrontal ; Qj. : quadrato-jugal ; s.i.o. : sillon infra-orbitaire ; s.i.o.(ot.) : partie otique du sillon infra-orbitaire ; s.ju. : sillon jugal ; s.so. : sillon supra-orbitaire ; Tab. : tabulaire.

Source : MNHN, Paris

Le rapport largeur maximum/hauteur maximum = 4,3. Il est de 5,4 environ chez *Metoposaurus ouazzoui*.

Le rapport écartement des orbites/distance de la transversale du bord postérieur des orbites au bord postérieur des post-pariétaux = 1 alors qu'il est de 0,8 chez *Metoposaurus ouazzoui*.

Le crâne est donc relativement plus large par rapport à sa longueur, surtout en avant des orbites, et plus haut que chez *Metoposaurus ouazzoui*.

Enfin un caractère important est la petitesse des orbites : le rapport : longueur du toit crânien/longueur des orbites = 10 alors qu'il est de 6,6 chez *Metoposaurus ouazzoui*.

b) L'épaisseur des os du toit crânien est tout à fait remarquable. Nous verrons plus loin que l'on retrouve les mêmes caractères de massivité au niveau du plastron thoracique. C'est ainsi que l'épaisseur du jugal (dans sa partie postérieure) est de 1 centimètre pour ce crâne dont la longueur est inférieure à 50 centimètres (correction faite) alors que le même os a en moyenne une épaisseur de 0,6 cm pour un crâne de plus de 60 cm chez *M. ouazzoui*.

c) L'ornementation des os dermiques est très différente (comparer par exemple les planches V, VI, VII d'un côté, et XXXV de l'autre, et voir plus loin le paragraphe II.1.7. p. 000).

d) Les sillons sensoriels sont nettement différents de ceux de *Metoposaurus ouazzoui*, nous le verrons plus loin (cf. II.1.3).

e) Enfin, la forme des os du toit crânien sinon leurs relations fondamentales est différente dans les deux espèces.

f) Le trou pariétal est considérablement ouvert chez *M. Azerouali* : 1,5 cm de diamètre alors que chez les plus gros spécimen de *M. ouazzoui* sa longueur avoisine 1,2 cm et sa largeur 0,8 cm.

L'individu d'Imziln étudié ici est incomplet : son extrémité antérieure est tronquée au niveau du bord postérieur des narines externes. De chaque côté, à l'arrière du crâne, manquent également des fragments de squamosaux, quadrato-jugaux et jugaux. Le galbe dorsal du toit crânien s'apprécie difficilement sur ce crâne, ce dernier ayant été défoncé lors de la fossilisation, essentiellement dans sa partie médiane. Le massif occipital, parce que construit de telle façon qu'il pouvait supporter des pressions importantes, ainsi que la partie du toit crânien qu'il supporte ont été moins affectés que le reste du crâne par la déformation. Il nous permet de ce fait d'apprécier le profil de la table crânienne en vue postérieure : elle devait être très plate et être flanquée latéralement par deux joues s'inclinant à 45° après une brusque rupture de plan.

II.1.2. — *Ornementation du toit crânien.*

Elle ne présente pratiquement pas de vallées. On remarque seulement quelques cupules plus allongées que les autres et quelques courtes rainures au niveau de la zone habituelle d'accroissement entre les orbites et le trous pariétal. Chez *M. ouazzoui* prédominent en général les cupules à contours sensiblement hexagonal. Chez *M. azerouali* les cupules ont des contours et des dimensions trés irrégulières. Elles sont plus profondes que dans l'autre espèce.

II.1.3. — *Sillons sensoriels.*

— Le sillon supra-orbitaire n'est plus continu. Il est formé de cryptes souvent très larges mises bout à bout (cf. pl. XXXV, partie gauche du crâne).

— Le sillon jugal s'étend davantage vers l'arrière que chez *M. ouazzoui*. Postérieurement il traverse le quadrato-jugal et pénètre de nouveau dans le squamosal.

— On note aussi dans le territoire du squamosal gauche une large rainure disposée transversalement. On trouve des rainures comparables sur le territoire du nasal gauche. Mais il semblerait qu'il ne puisse s'agir là, que de cassures cimentées pendant la fossilisation (cf. pl. XXXV).

— Le long de la bordure postérieure des squamosaux on observe un sillon qui rappelle la partie postérieure du sillon sensoriel jugal d'*Almasaurus* (voir fig. 81, pl. LII et LIII).

— Le sillon sous-orbitaire se suit antérieurement jusque devant l'orbite et postérieurement jusqu'au point où il conflue avec le sillon jugal.

Source : MNHN, Paris

II.1.4. — *Morphologie et relations osseuses du toit crânien.*

J'ai déjà dit que les relations observées entre les os du toit crânien étaient les mêmes que chez les autres Métoposauridés. Il a été possible de délimiter le lacrymal sur la partie gauche du crâne. Le tracé est apparemment identique à celui observé chez *M. ouazzoui* (cf. p. 49).

La morphologie des os du toit crânien est en relation avec les proportions générales du crâne. C'est ainsi qu'ils seront relativement plus larges que chez *M. ouazzoui*.

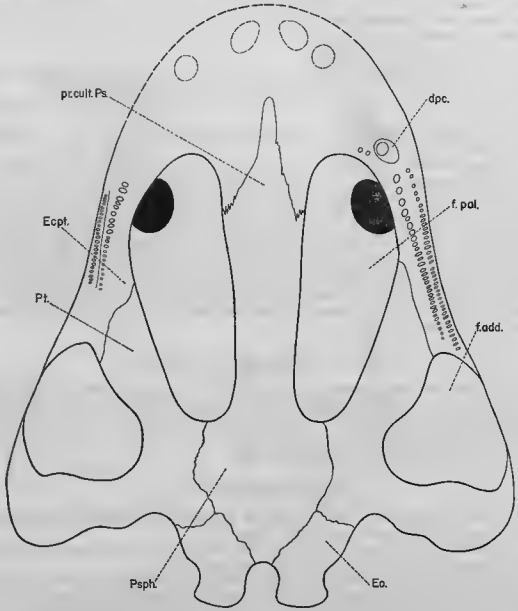


Fig. 73. — Reconstitution du palais de *Metoposaurus azerouali*.

Ab. — Ecpt. : ectoptérygoïde ; f.add. : fosse de l'adducteur ; f.pal. : fenêtre palatine ; pr.cult.Ps. : processus cultriforme du parasphénoïde ; Pt. : ptérygoïde.

Source : MNHN, Paris

II.1.5. — *Caractères généraux du palais* (fig. 73, pl. XXXVI).

Le palais a été davantage déformé que le toit crânien. On y remarque plusieurs traces d'enfoncements ou de pliures.

Le processus cultriforme du parasphénoïde était très large.

Les choanes sont situés très en arrière. Leur bord postérieur est au niveau du bord antérieur de l'ouverture palatine. Cette disposition semblerait confirmer que le museau était relativement court et large (fig. 72 et 73).

II.1.6. — *Caractères généraux de la face occipitale* (fig. 74, pl. XLI E).

On peut relever les caractères suivants qui seront le plus souvent exposés de façon différentielle avec *M. ouazzoui*.

— Le bord postérieur du toit crânien est plus irrégulier que celui de *M. ouazzoui*.

+ Échancrures otiques profondes et larges.

+ Cornes des tabulaires se projetant en arrière.

+ Concavités dirigées vers l'arrière au dessus des fenêtres post-temporales.

— La projection des condyles occipitaux vers l'arrière est plus prononcée que chez *M. ouazzoui*.

Le col du condyle est encore moins pincé que chez l'autre espèce.

L'écartement des condyles est ici de 3 cm alors que sur un grand crâne de *M. ouazzoui* (65 cm) l'écart des condyles est de 2 cm.

— Le rapport longueur maximum du crâne/hauteur maximum est ici un peu supérieur à 3,5. Il est à peine inférieur à 6 chez *M. ouazzoui*.

— Les proportions relatives du massif occipital médian (limité par les condyles en bas, les cornes des tabulaires en haut) et des ailes de la face occipitale sont également différentes. Le massif médian a ici davantage d'importance que chez *M. ouazzoui* : largeur du massif médian/somme des largeurs des deux ailes = 1,15 chez *M. azerouali* et 9,6 chez *M. ouazzoui*...

— La fenêtre palato-carrée a une importance plus grande chez *M. azerouali* que chez *M. ouazzoui*. Son extrémité interne atteint presque le bord externe de la fenêtre otique.

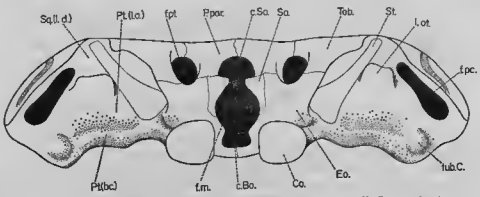


Fig. 74. — Face postérieure du crâne de *Metoposaurus azerouali*. Reconstitution.

Ab. — c.Bo. : cartillage basi-occipital ; C.o. : condyle occipital ; c.so. : cartilage supra-occipital ; Eo. : exoccipital ; f.m. : foramen magnum ; f.pc. : fenêtre palato-carrée ; f.pt. : fenêtre post-temporale ; l.ot. : lamelle otique ; P.par. : postpariétal ; Pt.(b.c.) : branche carrée du ptérygoïde ; Pt.(la.) : ptérygoïde, lamelle ascendante ; Sq.(l.d.) : lamelle descendante du squamosal ; St. : supra-temporal ; Tab. : tabulaire ; tub.C. : tubercule du carré.

II.1.7. — *Caractères généraux de la mandibule* (fig. 75, pl. XXXVII, XXXVIII, XXXIX).

On retrouve au niveau de la mandibule certains caractères qualitatifs notés pour le crâne, en particulier :

Source : MNHN, Paris

— Épaisseur des os dermiques : 0,7 à 0,8 cm au niveau de la paroi interne de la fenêtre du muscle adducteur alors que chez *M. ouazzoui* l'épaisseur était de 0,5 à 0,6 sur une grande mandibule.

— Faible importance des rainures de l'ornementation, abondance et irrégularité de dimension et de forme des cupules.

— Sillon mandibulaire moyen organisé en alignement de cryptes. Les sillons, surtout le moyen et l'inférieur, sont très profonds (jusqu'à 1 cm de profondeur pour le sillon moyen).

On peut noter aussi les caractères suivant.

— La torsion mandibulaire est moins prononcée que chez *M. ouazzoui*. Il semblerait que le plan de l'hémimandibule ait été beaucoup moins incliné que chez *M. ouazzoui*.

— Par contre, dans son tiers antérieur l'hémimandibule est considérablement aplatie dorso-ventralement par rapport à ce que l'on connait chez *M. ouazzoui* (p. 93, pl. XVII, XVIII et XXXVII, XXXVIII, XXXIX). La symphyse est très large.

— La fenêtre meckelienne postérieure a une forme très particulière en triangle. Elle est en réalité étroite, allongée mais prolongée vers le haut par une aire osseuse en retrait vers le dedans de l'os par rapport à la surface mandibulaire (fig. 75 B ; pl. XXXVIII C). Cette aire osseuse paraît avoir servi d'attache à un muscle, par exemple à un des faisceaux de d'adducteur.

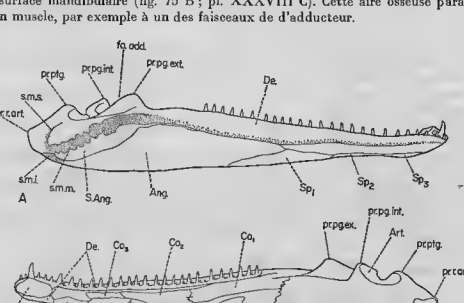


Fig. 75. — Hémimandibule droite de *Metoposaurus azerouali*. Reconstitution.

A. Face externe. — B. Face interne.

Ab. — Ang. : angulaire ; Art. : articulaire ; c.Mk. : emplacement du cartilage de Meckel ; Co. : coronoïde ; De: dentaire ; fo.add. : fosse de l'adducteur ; f.Mk.a. : fosse de Meckel antérieure ; f.Mk.p. : fosse de Meckel postérieure ; Pra. : préarticulaire ; pr.pg.ext. : processus préglénoïdien externe ; pr.pg.int. : processus préglénoïdien interne ; pr.ptg. : processus postglénoïdien ; pr.t.art. : processus rétroarticulaire ; S.Ang. : sus-angulaire ; s.m.i. : sillon mandibulaire inférieur ; s.m.m. : sillon mandibulaire moyen ; s.m.s. : sillon mandibulaire supérieur ; Sp. : splénial ; Sy. : symphyse.

— La mandibule est assez haute dans sa partie articulaire et préarticulaire (pl. XXXVIII A et B) par rapport à sa partie antérieure. Par contre la partie articulaire est très courte antéro-postérieurement. Le processus rétro-articulaire était plus long que la partie articulaire. C'est l'inverse que l'on observe chez *M. ouazzoui*. Par contre, au niveau du processus articulaire la mandibule est étroite médio-latéralement et haute.

Sur les deux spécimens dont la partie postérieure de la mandibule est présente on remarque que la fente rétro-articulaire supérieure (cf. pp. 95 et 96) est ossifiée (pl. XXXVII A et XXXIX E),

Source : MNHN, Paris

l'orifice meckelien ne l'étant pas complètement. La forte empreinte musculaire notée chez *M. ouazzoui* juste en avant de la lèvre interne de l'orifice meckelien postérieur (cf. p. 96) existe ici également (pl. XXVII A, B, XXVIII B, XXIX G).

— Les dents de la mandibules étaient très fortes (pl. XL A).

II.2. — Ostéologie.

II.2.1. — *Toit crânien.*

Un caractère de l'espèce ou une particularité du spécimen figuré (pl. XXXV) est que certaines des sutures osseuses sont très profondément marquées, telle par exemple la suture sagittale des os médians pairs, celle séparant jugal et post-orbitaire, jugal et squamosal, squamosal et supra-temporal. Cette caractéristique paraît correspondre à l'accentuation de l'épaisseur des structures superficielles des os dermiques : profondeur des cupules et hauteur des crêtes qui les séparent, profondeur des sillons sensoriels, quand ils sont décelables.

— *Prémaxillaires.* Ils sont absents sur ce spécimen.

— *Septomaxillaires.* Il est impossible de juger si oui, ou non ils existaient en surface du crâne. Quant à la partie immédiatement post-nariale du crâne, elle est trop détériorée pour que l'on puisse éventuellement y déceler l'existence d'une suture septo-maxillaire.

— *Lacrymal.* Cet os a pu être délimité sur la partie gauche du crâne. Il présente une extension voisine de celle rencontrée chez *Metoposaurus ouazzoui*. Il semblerait cependant qu'il participât à la formation du bord orbitaire. Je livre cette observation sous réserve de vérification sur un autre individu, à découvrir. En effet, s'il est possible sur ce spécimen d'observer le bord externe du lacrymal, qui aboutit environ au milieu du bord orbitaire externe, par contre une cassure nuit à l'observation de la suture préfrontal-lacrymal : aboutit-elle à la partie antérieure du bord orbitaire externe, au niveau de la cassure sus-indiquée ? Cela semble probable si l'on en juge le point d'aboutissement du bord externe du préfrontal droit à l'orbite droite.

Le lacrymal est un os allongé. Son bord externe, en avant de l'orbite, est convexe vers l'extérieur, parallèlement au bord externe du crâne. Son bord interne dessine deux concavités externes séparées par une convexité de même direction.

— *Maxillaire.* Son extrémité antérieure n'est pas représentée sur ce spécimen. En arrière de l'orifice nasal externe il est bordé par le lacrymal, décrit ci-dessus, puis par le jugal en arrière. Il diminue de largeur vers l'arrière. Son bord interne rejoint le bord externe du crâne à peu près au niveau de l'extrémité antérieure du squamosal.

Les autres os du toit crânien ont entre eux des rapports voisins de ceux observés chez les autres Métoposauridés. Cependant, les proportions relatives des os sont différentes de celles rencontrées par exemple chez *Metoposaurus ouazzoui*. C'est en particulier le cas de la série des os médians (nasaux, frontaux, pariétaux, post-pariétaux) proportionnellement plus larges que chez *M. ouazzoui* (Longueur/largeur = 2,5 pour le frontal au lieu de 3,5. Longueur/largeur = 2 pour le pariétal au lieu de 4). Par contre, des os tels que le post-orbitaire, le supra-temporal, ou le post-frontal ont gardé des proportions voisines de celles connues chez *M. ouazzoui*.

II.2.2. — *Palais.*

Son état de conservation est beaucoup trop mauvais pour que l'étude détaillée puisse en être faite. Je renverrai simplement à la figure 73 et à la planche XXXVI ainsi qu'au paragraphe II.1.5. (p. 169).

Source : MNHN, Paris

II.2.3. — *Face occipitale* (pl. XLI E).

Son examen de détail fait apparaître quelques différences avec les autres Métoposauridés, non pas dans les relations des os entre eux, mais dans l'importance relative des différents os ou structures :

Les processus supra-occipitaux des post-pariétaux et paroccipitaux des tabulaires sont plus bauts que chez *Metoposaurus ouazzoui*, ce qui contribue à l'exhaussement de la face occipitale. En liaison avec cette disposition, et surtout avec le développement de la partie postérieure des post-pariétaux et tabulaires, la fenêtre post-temporale se trouve située plus bas que chez *Metoposaurus ouazzoui* : à l'union du tiers supérieur et du tiers moyen de la hauteur de la face postérieure du crâne. La fenêtre post-temporale est certes petite mais son diamètre est comparativement plus grand que celui de la fenêtre temporale de *M. ouazzoui* (cf. fig. 7 et 74).

On distingue à gauche (fig. 74 ; pl. XLI E) la partie verticale de la suture existant entre le supra-occipital osseux, formant le processus lamellaire, et le processus vertical de l'exoccipital.

La trabecula parotica, lamelle constituée par les processus parotique de l'exoccipital et paroccipital du tabulaire, est mince et étroite. On n'observe pas ici la zone d'union lamellaire très large des deux processus supérieurs de l'exoccipital. Cette séparation nette des deux processus est corrélative de l'importance plus grande prise par la fenêtre post-temporale.

On peut difficilement juger de la forme exacte du stapes. J'ai déjà dit que des concrétions de calcite ont minéralisé les fosses otiques et l'endocrâne. Il n'est de ce fait plus possible de distinguer sans grande difficulté la morphologie des os. Si mon interprétation est exacte le stapes serait un os massif à tête élargie inclinée à 45°.

On constate l'existence d'une lamelle otique de la branche carrée du ptérygoïde. Il n'est cependant pas possible de préciser davantage sa forme et ses insertions.

II.2.4. — *Ostéologie de la mandibule.*

Je développerai assez peu ce paragraphe. On retrouve chez *Metoposaurus azerouali* les caractères des autres Métoposaures et de *M. ouazzoui* en particulier (cf. p. 93, fig. 30, 75). Ce qui peut être sujet à discussion c'est le nombre des spléniaux et des coronoïdes, ce que j'ai déjà eu l'occasion de souligner pour *M. ouazzoui*. Comme chez ce dernier la symphyse paraît n'être constituée que par le dentaire.

Sur les grand spécimens qui figuraient dans la collection (pl. XXXVII A, XXXIX E) l'articulaire est bien développé, de façon comparable à ce qui est connu chez *M. ouazzoui*. En arrière il soude complètement la fente articulaire supérieure mais laisse libre l'ouverture meckélienne postérieure, au moins dans sa partie la plus basse. On retrouve sur le préarticulaire, juste en avant de cette ouverture meckélienne postérieure, la tubérosité d'attache musculaire déjà signalée chez *M. ouazzoui*.

III. — AUTRES ÉLÉMENTS OSSEUX CONNUS

III.1. — Plastron thoracique.

De *M. azerouali* nous connaissons également dans cette collection les clavicules figurées en XLI B et C ; XLI A, B et C, XLII B, ainsi que l'interclaviculе figurée en XLI C et D. Les pièces figurant en XLI C ont été découvertes en connexion dans le gisement diffus d'Imziln.

III.1.1. — *Provenance du matériel.*

Un certain nombre de fragments osseux (pl. LII A, C, D, E et LIII B et C), proviennent du banc de grès roses situé dans la partie supérieure du t^5 (nomenclature de Tixeron : cf. pp. 24 et suivantes,

Source : MNHN, Paris

tableau 2 B et coupe 1). Cette falaise se trouve aussi bien en bordure sud de la vallée Irohalène qu'à Imziln, quelques kilomètres plus au sud. Les pièces d'Imziln sont les plus complètes et permettent l'association avec le crâne décrit ici car elles proviennent du même niveau et ont été découvertes à proximité du gisement du crâne décrit et figuré ici (pl. XXXV, XXXVI, XLI E).

III.1.2. — *Caractères généraux.*

Un doute subsiste cependant quant à l'attribution de toutes ces pièces car un polymorphisme certain accompagne des traits communs.

Ce qui frappe avant tout dans cette ensemble de restes osseux (voir III.1.1.) c'est l'épaisseur considérable des os dermiques. Elle est au minimum de 10 à 13 millimètres alors que chez *M. ouazzoui* les plaques claviculaires et interclaviculaire ont une épaisseur de 5 millimètres.

L'appareil rétroclaviculaire (lame d'insertion du processus rétroclaviculaire en particulier) est d'une extrême massivité par rapport aux structures existant chez *M. ouazzoui*.

Un autre trait commun à ces différentes pièces fossiles est leur dimension considérable. Rappelons qu'en ce qui concerne le crâne, à une épaisseur des os dermiques plus grande que chez *M. ouazzoui* correspondait une moindre longueur du crâne. Il semble que la longueur et surtout la largeur relative des pièces du plastron thoracique par rapport au crâne soient nettement plus grandes chez *M. azerouali* que chez *M. ouazzoui*.

III.1.3. — *Clavicule* (fig. 76).

La clavicule figurée pl. LII B a une longueur de 32 centimètres (alors qu'elle est incomplète) et une largeur de 22 centimètres. Complète (fig. 76) elle devait mesurer environ 40 centimètres, sans le processus rétroclaviculaire. Ce sont des dimensions tout à fait considérables si nous les comparons à celles du mêmes os chez *Metoposaurus ouazzoui*.

Rien ne prouve évidemment qu'une telle clavicule se rapporte à un crâne de la longueur de celui décrit plus haut et figuré pl. XXXV, XXXVI et XLI E, bien qu'ils proviennent du même gisement et aient été trouvés à peu de distance l'un de l'autre. Crâne et clavicule étaient d'ailleurs tous deux conservés dans le même type de roche très dure, vert clair, concrétionnée en calcite. Les cupules de l'ornementation claviculaire, comme crânienne, étaient comblées par des cristaux de calcite qui rendaient la préparation du crâne très difficile et l'apprêt de la surface claviculaire presqu'impossible.

Il convient aussi de souligner que toutes les pièces énumérées plus haut et provenant de la falaise de grès roses présentent aussi des caractères qui conduiraient plutôt à les ranger dans des espèces différentes. Que l'on compare par exemple l'ornementation des clavicules figurées en XL C, XLI C, XLII B, D, E, XLIII A et celle des interclavicules figurées en XLI D, XLII A et C, XLIII B et C. On constatera sur certains de ces os une prédominance très nette des rainures sur les cupules. Sur d'autres ce sera l'inverse. Deux clavicules par exemple sont inverses l'une par rapport à l'autre à cet égard : il s'agit de celles figurées en XLII D et XLII E. Elles sont d'ordre de grandeur voisin (E = 3/4 D) mais diffèrent aussi par la morphologie. E est très galbée, presqu'en arc de cercle vue postérieurement. D a une plaque basale (cf. p. 127) très plate. Pour le moment je ne rattacherai pas à *Metoposaurus azerouali* la clavicule figurée en XLII D. Son ornementation est beaucoup trop particulière. Mais force est de constater que ce genre de jugement est arbitraire. En effet, nous ignorons quelles étaient les variations dues par exemple au dimorphisme sexuel ou encore si des variétés intraspécifiques n'existaient pas dans des biotopes un peu différents.

III.1.4. — *Interclavicule* (fig. 77).

Parmi les interclavicules figurées, l'une n'a pas été citée plus haut. C'est celle que l'on trouve en LIII D. Cette interclavicule est mince et grande. Par les contours de sa plaque basale comme par les caractères de ses zones latérales de recouvrement par les clavicules elle paraît plutôt faire suite

Source : MNHN, Paris

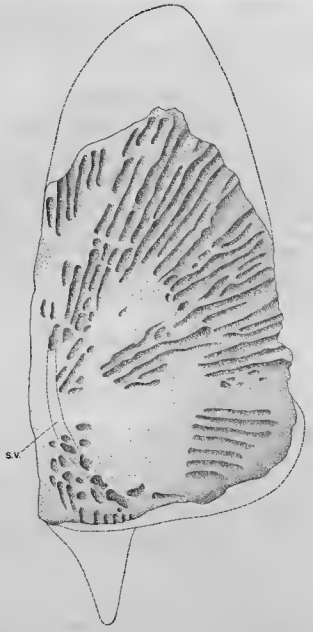


Fig. 76. — Clavicule droite de *Metoposaurus azerouali*. Reconstitution de la face ventrale.

aux interclavicules de *Metoposaurus ouazzoui*, du niveau plus bas situé des schistes et grès de l'assif Irohalène. J'ai évoqué antérieurement (voir p. 126) la dissymétrie presque constante des interclavicules au cours de la description de *Metoposaurus ouazzoui*. L'interclavicule figurée en XLII D est un exemple flagrant de cette dissymétrie.

L'ornementation est chez LII A relativement proche de celle connue chez *Metoposaurus ouazzoui* et les autres Métoposauridés. Elle est faite à la fois de cupules et de rainures, les cupules existant en plage autour des centres de radiation osseux. Pourraient également se rattacher à *Metoposaurus azerouali* les pièces figurées en XLIII B et C ainsi qu'en XLII C.

XLI D comme XLII A me paraissent constituer le type possible d'interclavicule que l'on peut attribuer à *Metoposaurus azerouali*. Le bord externe de la partie antérieure de la plage ornementée est

Source : MNHN, Paris

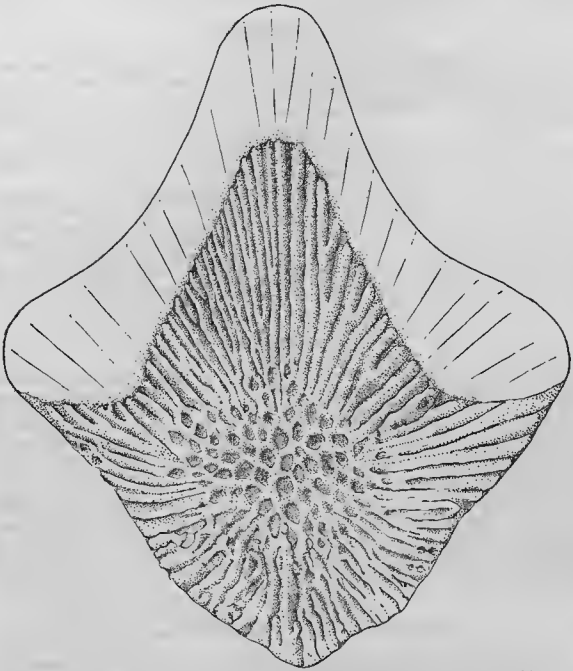


Fig. 77. — Reconstitution de l'interclavicule de *Metoposaurus azerouali* (face ventrale). La morphologie de l'extrémité antérieure est conjecturale.

Source : MNHN, Paris

rectiligne, comme le bord interne des clavicules correspondantes (fig. 77 ; pl. XLI C). Ce dernier caractère pourrait d'ailleurs amener à ranger la clavicule XLII D dans l'espèce *Metoposaurus azerouali* si à ce propos je n'avais pas déjà émis des réserves quant à son ornementation.

III.1.5. — *Récapitulation.*

Tentons de récapituler les caractères généraux du plastron thoracique chez *M. azerouali* en précisant bien cependant qu'aucune preuve formelle (découverte en association du crâne et du plastron thoracique) ne permet d'affirmer qu'il s'agit de *M. azerouali*.

— Épaisseur des os considérable. Le minimum est de 1 à 1,3 cm pour une clavicule de l'ordre de 30 cm de longueur.

— Ornementation . Présence d'une plage de cupules autour du centre de radiation de l'os. A la périphérie de cette plage existe une zone de rainures radiantes régulières, type d' « ornementation » assez voisin de ce que l'on connaît chez *Metoposaurus ouazzoui*.

— Morphologie claviculaire. Le seul caractère à noter est la rectilinéarité du bord interne de la clavicule. Le sillon rencontré chez *Metoposaurus ouazzoui* (cf. p. 127 et fig. 51 A) existe bien aussi.

— Morphologie interclaviculaire. La linéarité du bord externe de l'interclavicule correspond à celle du bord interne de la clavicule. La zone de recouvrement claviculaire de l'interclavicule est une plaque épaisse (0,8 cm dans sa partie postéro-interne) parcourue radialement de fortes crêtes.

Le rapport longueur/largeur de l'interclavicule est probablement plus petit que chez *Metoposaurus ouazzoui*. Je dis probablement car aucune des interclavicules de cette collection n'est complète dans le sens de la longueur.

III.1.6. — *Autres types.*

A côté de ce type défini par quelques caractères il en existe d'autres qu'il est actuellement difficile de rattacher à une espèce quelconque puisque seul le crâne de *Metoposaurus azerouali* est connu à ce niveau. Les autres crânes ou fragments crâniens découverts dans les grès de la partie supérieure du t^5 (pl. XLIII E et F, d'autres n'ayant pas été figurés) sont trop détériorés et trop incomplets pour qu'une espèce soit fondée d'après leur étude. Il paraît évident qu'au moins une autre espèce de Métoposauridé existe dans ce niveau. Elle serait davantage proche de *M. ouazzoui* que de *M. azerouali*. C'est du moins ce que conduit à penser l'observation de l'interclavicule XLIII D.

La clavicule XLII D me paraît constituer un cas un peu à part. Par certains de ses caractères, dont l'extrême épaisseur de l'os, la massivité des structures (en particulier de l'insertion du processus retro-claviculaire), les grandes dimensions, j'inclinerais à la ranger dans le groupe de *Metoposaurus azerouali*. Mais par son galbe, l' « ornementation » principalement composée de cupules, elle est très à part. On peut certes imaginer, comme déjà dit, un dimorphisme d'ordre sexuel, mais c'est là attitude aussi gratuite et confortable que d'imaginer une autre espèce. En l'absence de matériel crânien suffisant, abstenons-nous et laissons en place l'interrogation.

III.2. — Stégocéphales du gisement VII bis.

Provenant du gisement VII bis, dans la vallée Irohalène (pl. I 4, III 1, p. 32) proviennent les pièces suivantes : le toit crânien figuré XLIII E, les vertèbres XLIII F, G, H, et la clavicule XLII E. Ces os étaient fossilisés ensemble et le plâtre d'extraction a été fait d'une seule tenue. Il s'agit donc du même animal et l'examen de la clavicule amène à penser qu'il s'agit d'un spécimen de *M. azerouali*. J'ai déjà eu l'occasion de parler du fragment crânien (cf. p. 165). Les vertèbres sont de grandes dimensions, très déformées par la fossilisation mais peu érodées comparativement à celles du gisement XIII. Il me paraît hors de propos d'aller plus avant dans la description de ces os et me contenterai de renvoyer à leur figuration photographique. J'en ferai de même pour le fragment de toit crânien

Source : MNHN, Paris

figuré planche XLIII F. Son ornementation à dominance de cupules amènerait plutôt à le ranger à proximité de *Metoposaurus azerouali*, mais une fois de plus disons que le critère d'ornementation est peu fiable.

IV. — DÉFINITION DU FOSSILE.

Classe Amphibia.

Ordre Temnospondyli.

Sous-ordre Stereospondyli.

Famille Metoposauridae.

Genre *Metoposaurus*.

Espèce *Metoposaurus azerouali* n. sp.

Dérivation du nom d'espèce. — L'espèce est dédiée à Larbi Azeroual, découvreur du gisement diffus d'Imziln.

Diagnose générique. — C'est celle du genre *Metoposaurus*.

Diagnose spécifique.

— Le rapport = distance séparant la transversale du bord postérieur des orbites du bord postérieur des post-pariétaux/largeur maximum du crâne, ce rapport est voisin de 0,65. C'est une grandeur relativement importante (voisin de 0,45 chez *Metoposaurus ouazzoui*).

— Rapport largeur maximum/hauteur maximum = 4,3 (5,4 chez *Metoposaurus ouazzoui*).

— Orbites relativement petits. Le rapport = longueur du toit crânien/longueur des orbites = 10 (6,5 chez *Metoposaurus ouazzoui*).

— Épaisseur des os du toit crânien grande (jugal épais de 1 cm pour un crâne n'atteignant pas 50 cm). Clavicules et interclavicule manifestent la même tendance.

— Sillons sensoriels volontiers cryptiques sur le toit crânien et la mandibule.

— Zones d'accroissement du crâne peu marquées.

— Ornementation du toit crânien et du plastron thoracique comportant beaucoup de cupules. Le relief de cette ornementation est profond.

— Choanes situés très en arrière (bord postérieur au niveau du bord antérieur de la fenêtre palatine).

— Torsion mandibulaire moins prononcée que chez *Metoposaurus ouazzoui*.

— Fenêtre meckélienne postérieure en triangle

— Bords antéro-latéraux de la partie ornementée de l'interclavicule rectilignes.

Holotypes. — 1 crâne incomplet numéroté XV/1/65 D. 1 interclavicule et 2 clavicules en connexion numérotées XV/2/65 D.

Localité-type. — Village d'Imziln. Sud d'Imi N'Tanoute. Atlas occidental marocain. Gisement numéroté XV (nomenclature Dutuit) et de coordonnées 135/455,5.

Statigraphie. — Sommet du t^5 (« grès et argiles silteuses rouges ») dans la nomenclature de M. Tixeron (publiée ici).

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

QUATRIÈME PARTIE

DESCRIPTION DE *METOPOSAURUS LYAZIDI*

I. — PRÉLIMINAIRES

En 1966 M. Laaroussi, technicien au Service de la Carte Géologique du Maroc, découvrit sur la pente d'un ravin abrupt, au-dessus du douar d'Alma (pl. II 5 et 6) un grand nombre de plaques de grès dans lesquelles étaient fossilisés des fragments de crânes, voire des crânes complets, d'une petite forme de Stégocéphale.

L'équipe s'est d'abord efforcée de recouser puis emporter toutes les dalles renfermant des fossiles trouvées en éboulis. Une tentative a été faite ensuite pour localiser le banc fossilifère en place et, si possible, en extraire des fossiles en meilleurs état que ceux recueillis en éboulis (pl. II 6).

Le banc fossilifère a bien été localisé en-dessus du champ d'épandage des dalles fossilifères, mais son exploitation s'est avérée trop difficile pour être entreprise sérieusement alors que trois autres gisements de première importance étaient en cours d'exploitation simultanée (les XI, XIII et XVI) : 3 complications principales se présentaient :

— Importance considérable des morts-terrains sus-jacents.

— Parallèlement, pendage de 25° du banc de grès, l'amenant à faire un angle très fort avec la pente.

— L'affleurement du banc de grès était considérablement travaillé par l'érosion, fait de roche malade qu'il aurait fallu nettoyer sur plus d'un mètre de profondeur, parallèlement à la couche, avant d'aboutir au grès sain.

Il n'y eut donc pas de fouilles à proprement parler et les pièces osseuses que je décrirai ici ont toutes été recueillies en éboulis.

Le niveau est situé au sommet du t^8, niveau dans lequel on rencontre également *Metoposaurus azerouali* et deux genres de Phytosaures pas encore décrits. Le gisement XIX est encore à ce jour le seul endroit des grès roses où *Metoposaurus Lyazidi* ait été rencontré.

L'espèce créée sera décidée à la mémoire de Lyazid Imzilen, mort depuis, employé du Service de la Carte Géologique du Maroc, qui participa aux missions de 1962, 1963, 1965 et fut, en tant que cuisinier de l'équipe, un des artisans de la bonne marche du travail.

Les spécimens étudiés sont ceux figurés pl. XLVIII, XLIX et L. Je les numéroterai provisoirement ainsi : XLVIII A : XIX/1/66, XLVIII B : XIX/2/66, XLIX A : XIX/3/66, XLIX B : XIX/4/66, XLIX C : XIX/5/66, XLIX D : XIX/6/66, XLIX E :XIX/19/66, XLIX I' : XIX/20/66, L A : XIX/7/66, L B et C : XIX/8/66, L D : XIX/9/66, L E, F, G, H : XIX/15, 16, 17, 18/66.

Certains des crânes sont très allongés, étroits (XLIX B ou XLIX C). D'autres (L A et B) ont, semble-t-il, une largeur qui est relativement à leur longueur beaucoup plus importante que chez *M. ouazzoui*. Enfin, une autre catégorie (XLIX A et XLVIII A, B, C) a des proportions crâniennes conformes au plan typique des Métoposauridés classiques (*M. diagnosticus, maleriensis, ouazzoui*).

Si l'on admet que c'est ce dernier groupe qui représente la norme de la population (supposée monospécifique), se fait jour alors une interrogation : si la morphologie est celle rencontrée chez *Metoposaurus ouazzoui* ne se pourrait-il pas qu'il s'agisse là d'une population de jeunes individus de *M. ouazzoui* triés par un processus comparable à celui envisagé pour expliquer l'accumulation des fossiles

Source : MNHN, Paris

dans le gisement XIII (flottation des cadavres de jeunes individus par exemple (cf. p. 30)). En ce cas, *Metoposaurus ouazzoui* se rencontrerait non seulement à la base du t^5 (« grès et argiles silteuses rouges ») mais également dans sa partie supérieure. S'il en est ainsi la comparaison doit être possible entre les crânes du XIX d'une part, le petit crâne et l'hémicrâne postérieur de *M. ouazzoui* trouvés au XI p d'autre part (pour les pièces du XIX cf. pl. XLVIII, XLIX et L ; pour les pièces du XI p cf. pl. XLIV, XLV, XLVI et XLVII).

En fait la comparaison devrait être également faite avec *Metoposaurus azerouali*, qui provient du même niveau que les crânes du gisement XIX ou avec l'espèce de Métoposauridé que l'on peut supposer avoir existé au temps du dépôt du sommet du t^5 et à laquelle appartiendrait la grande interclavicule figurée en XLIII D. Elle devrait être faite également avec la faune à petits Stégocéphales du gisement XXI. Malheureusement les seuls restes, provenant de ce gisement, qui aient été préparés ne sont que très fragmentaires, non identifiables spécifiquement, si l'on excepte toutefois une interclavicule comparable à celles provenant du gisement XIX (cf. pl. XXIV B et C).

La comparaison avec *Metoposaurus azerouali* me semble aboutir à une conclusion négative. Leur identité aurait été séduisante. Il est en effet peu plausible qu'un jeune individu de l'espèce *M. azerouali* n'ait pas présenté au moins à titre de tendance, les grands caractères distinctifs de *M. azerouali*, surtout au niveau de l'ornementation et en ce qui concerne la réduction des zones d'accroissement ou l'épaisseur des os dermiques. Rien, du point de vue morphologique ne rapproche la petite forme du gisement XIX de la grande forme d'Imziln (gisement XV).

II. — DESCRIPTION DU CRÂNE DE *METOPOSAURUS LYAZIDI*

II.1. — Spécimens étudiés. Matériel.

Les fossiles provenant du gisement XIX sont, pour la plupart déformés et surtout incomplets. La partie antéro-orbitaire est fréquemment manquante, l'arrière-crâne, de la même façon, le plus souvent détérioré voire absent. Ce qui reste du toit crânien a été en général plus ou moins érodé, usé, percé, lorsque cette surface était à nu sur la pente de la falaise. Le dégagement lui-même des pièces fossiles a été rendu difficile par la dureté du grès, son grain relativement grossier et son débitage par éclats imprévisibles « épluchant » parfois la surface osseuse. L'os lui-même est par contraste d'une très grande fragilité.

La méthode de préparation employée est celle décrite dans ma note de 1970 : on attaque au pointeau le fossile sur une de ses faces tandis que le bloc fossilifère est enrobé dans un coffret plâtré sur lequel il repose par l'intermédiaire d'une couche de latex.

II.2. — Caractères généraux. Ostéologie sommaire.

La première remarque qu'il est possible de faire à l'examen du toit crânien de cette forme est que sa morphologie comme le plan des os dermiques, sont ceux d'un Métoposauridé classique, groupe dont l'homogénéité a été soulignée.

C'est ainsi que certains individus du gisement XIX sont très voisins par leur morphologie du petit individu XIp/4/66.

Chez d'autres spécimens peut s'observer une sorte d'étirement longitudinal du crâne et une projection en arrière des condyles occipitaux (XIX/4/66 ou XIX/5/66). Il peut très vraisemblablement s'agir de déformations dues à la fossilisation.

Chez tous, le processus cultriforme du parasphénoïde, immédiatement en avant des fenêtres palatines (interptérygoïdiennes) est d'abord étroit puis se prolonge en glaive vers l'avant, entre les vomers, gardant une largeur à peu près constante, jusqu'à la transversale du bord postérieur des fenêtres

Source : MNHN, Paris

rostrales. En fait ce schéma, un peu différent de celui observé chez *Metoposaurus ouazzoui* (où le processus cultriforme est plus large), n'est pas un caractère distinctif primordial.

Si l'on en croit l'observation des quelques crânes complets dont nous disposons et de quelques fragments antérieurs de crâne, il semblerait que chez cette forme le lacrymal ait pu déboucher sur la narine (cf. par exemple pl. XLVIII C, XLIX A, L B). Par contre, en arrière, il conserverait avec le préfrontal, le maxillaire et l'orbite, les mêmes rapports que chez *Metoposaurus ouazzoui*, n'atteignant pas l'orbite.

Une observation importante est que même chez les plus petits on observe des plages d'accroissement tout à fait différenciées, ce qui ne s'observerait pas chez des individus de *Metoposaurus ouazzoui* de dimension aussi réduite.

Pour le reste le tracé des os du toit crânien est le même que celui observé chez les autres Métoposauridés.

D'un point de vue de morphologie métrique on constate une grande variabilité que l'on attribuera volontiers aux déformations subies par le matériel dans une gangue particulièrement plastique.

II.3. — Conséquences systématiques.

Les deux petits spécimens du gisement XIp sont de dimensions très voisines des Stégocéphales du gisement XIX, situés, rappelons-le, dans un niveau plus élevé. On doit donc discuter avant tout une éventuelle attribution des pièces du gisement XIX à *Metoposaurus ouazzoui*.

J'ai exposé antérieurement (p. 97) pourquoi je croyais raisonnable d'attribuer les pièces Xfp/4/66 et XIp/8/66 à l'espèce *ouazzoui*. Plusieurs arguments me paraissent par contre de nature à réfuter cette attribution pour les fossiles du gisement XfX.

C'est d'abord un argument relatif aux conditions mêmes de gisement qui peut être invoqué : sur près de deux dizaines de crânes, sans compter les nombreuses pièces annexes ou trop fragmentaires pour être citées, il n'y a strictement aucun indice, pas le moindre fragment de crâne, qui ait une longueur supérieur à 20 cm. Ceci est difficilement concevable dans l'hypothèse d'un tri sélectif. S'il y a eu accumulation sélective, au niveau d'une poche, des plus petits spécimens d'une population, on peut penser que la maille du tamisage a été le critère de dimension, plus probablement avant putréfaction des parties molles qu'après. A ce compte on ne voit pas pourquoi des restes fragmentaires de gros cadavres (segments de membres au moins) ne seraient pas venu également en petit nombre s'accumuler dans la poche. On conçoit mieux la situation inverse (celle du XIII) dont j'ai émis l'hypothèse plus haut (p. 30).

Par ailleurs, s'il y a seuil de résistance aux conditions de fossilisation, le seuil est plus facilement inférieur que supérieur. On peut certes imaginer que le tamisage ait été d'ordre éthologique : les jeunes fréquentaient tel endroit du biotope, les individus plus grands tel autre. Mais un individu dont le crâne mesure 20 cm n'est déjà plus une larve, son ossification est pratiquement la même que celle de l'adulte à quelques inachèvements près, et l'on voit mal pourquoi il n'aurait pas eu une biologie et un habitat semblables à ceux de l'adulte.

La zone d'accroissement postérieure, visible sur les squamosaux ainsi que dans la région comprise entre la transversale du foramen pinéal et la transversale du bord postérieur des orbites, cette zone est plus nettement marquée sur les crânes provenant du gisement XIX que sur les deux petits spécimens du XIp, les dimensions de ces individus étant très voisines.

Si l'on considère maintenant le territoire des os nasaux, ou encore la région comprise entre la transversale du foramen pinéal et le bord postérieur du toit crânien, on s'aperçoit que sur les deux spécimens du XIp l'ornementation est faite de nombreuses petites cupules hexagonales. (Voir par exemple le post-pariétal de XIp/4/66 (pl. XLIV)). Par contre sur plusieurs crânes du gisement XIX (cf. pl. XLVII, XLVIII, XLIX, L) le relief négatif est fait de cupules proportionnellement plus larges, souvent moins géométriques, et consécutivement en moins grand nombre. Ce relief évoque davantage un toit crânien adulte si l'on compare aux autres espèces de Métoposauridés. Il s'agit malheureusement là d'un critère quelque peu subjectif.

Source : MNHN, Paris

Cela dit force est de constater qu'aucun argument anatomique sérieux ne permet de trancher catégoriquement : d'un côté on constate que la loge du carré, entre les deux lamelles du quadrato-jugal, sur plusieurs crânes (XLIX C, LD par exemple), n'est pas remplie. Cela amènerait plutôt à conclure à une ossification non matûre et à ranger de ce fait les fossiles du XIX soit dans l'espèce *ouazzoui* soit dans une espèce dont l'adulte nous est inconnu.

D'un autre côté d'autres arguments font penser qu'il s'agit bien d'adultes (voir plus haut ce qui a été concernant l'ornementation ou les zones d'accroissement).

Enfin la participation du lacrymal au bord postérieur de l'orifice nasal externe pourrait être un caractère de distinction spécifique.

Après cette discussion ma conclusion sera la suivante :

— Si la population recueillie sur fragments éboulés provenant du gisement XIX est constituée de jeunes individus rassemblés dans le gîte par un quelconque processus sélectif, mieux vaut incliner à les attribuer à l'espèce de Métoposauridés dont l'interclaviculc du gisement IV (pl. XLII D) donne la dimension de l'adulte : probablement plus grand encore que *Metoposaurus ouazzoui* dont il pourrait alors exprimer la filiation dans le niveau supérieur. Ainsi seraient expliquées les quelques différences mal définissables entre les spécimens du XIX et les deux petits crânes du XIp.

— S'il s'agit d'individus déjà âgés l'espèce est indubitablement nouvelle, espèce naine proche des autres Métoposauridés, espèce soulignant une fois de plus l'extraordinaire homogénéité morphologique du groupe.

Entre les deux hypothèses je ne saurais trancher et crois que seules des découvertes ultérieures nous permettront de le faire en toute prudence. Je crois justifié en attendant de créer une espèce nouvelle.

Je ne dirai rien de plus concernant l'ostéologie. Elle est conforme à ce que l'on connait chez les autres Métoposauridés. On trouvera figuré dans la partie photographique de cette étude, hormis les restes crâniens : 1 clavicule (pl. XLIX F), 2 interclavicules (pl. XXIV B et C).

III. — DÉFINITION DU FOSSILE

Classe Amphibia.
Ordre Temnospondyli.
Sous-ordre Stereospondyli.
Famille Metoposauridae.
Genre *Metoposaurus*.
Espèce *Metoposaurus lyazidi* n. sp.

Dérivation du nom d'espèce. — Il est dédié à la mémoire de Lyazid Imzilen qui fit partie de notre équipe de terrain pendant les premières missions.

Diagnose. — Elle sera laissée « ouverte », le matériel étant jugé insuffisant pour définir correctement la nouvelle espèce. Des fouilles complémentaires permettront peut-être de combler cette lacune. En attendant, se reporter à la description et discussion ci-dessus.

Syntypes. — Les syntypes provisoires sont les spécimens cités et figurés ci-dessus.

Localité-type. — Village d'Alma. Sud d'Imi N'Tanoute. Atlas occidental marocain. Gisement numéroté XIX (nomenclature Dutuit) et de coordonnées 160,7/456,5.

Stratigraphie. — Sommet du t^5 (« grès et argiles silteuses rouges ») dans la nomenclature de M. Tixeron (publiée ici).

Source : MNHN, Paris

CINQUIÈME PARTIE

DESCRIPTION D'*ALMASAURUS HABBAZI*

I. — PROVENANCE ET GÉNÉRALITÉS

Ce nouveau genre de Stégocéphale dont la description va suivre provient du complexe de gisements XI (cf. p. 36). Je rappellerai que ce complexe comprend trois niveaux fossilifères étagés :

— *Un niveau inférieur* qui ne fut l'objet que d'une fouille réduite. Une seule forme de Dicynodonte y a été dégagée. Il s'agit d'une très grande espèce, génériquement ou spécifiquement distincte, semble-t-il, des spécimens rencontrés dans le niveau sus-jacent. Nous ne connaissons pas le crâne de cette forme.

— *Un niveau moyen* qui fut à l'origine de l'ouverture de ce chantier de fouilles et dans lequel furent découverts des restes de Dicynodontes différents de ceux dont il vient d'être question. Les formes étrangères s'en rapprochant le plus sont les Kannemeyéridés *Kannemeyeria* ou *Stahleckeria*. L'étude n'en ayant pas été faite il ne peut être question de nous appuyer sur les Dicynodontes marocains pour préciser l'âge du gisement.

Rappelons que les Métoposauridés sont présents dans ce niveau (pl. VII B, XLIV, XLV, XLVI, XLVII).

— *Le niveau supérieur*, exploité en 1966, a permis la découverte d'Actinoptérygiens, de *Ceratodus*, et de Stégocéphales. *Almasaurus* provient de ce niveau. Le nom de genre évoque celui du village le plus proche du gisement XI : Alma (cf. carte 4). Le nom d'espèce est dédié à Mohammed Habbaz *.

En principe les Métoposaures ne se rencontrent que dans le trias supérieur. On a donc de fortes présomptions concernant l'âge Trias supérieur de ce niveau, présomptions que confortent également la présence de Dicynodonte de très grande dimension (crâne de l'ordre de 0,60 m) et celle de Théropodes ou de grands reptiles thécodontes. Un petit Phytosaure a également été découvert dans le gisement XVI, proche du XI et situé dans un niveau quasiment identique (note en voie de parution).

Dès lors, les Stégocéphales connus contemporains de *Almasaurus* sont, en principe, les Stéréospondyles typiques (Brachyopoidea) et les Capitosauroidea (Romer 1947) à structure vertébrale néorachitome, mais les plus tardifs.

II. — MATÉRIEL

Le matériel que j'ai utilisé pour l'étude de Almasaurus est le suivant :

Pièce A (pl. LX A et B, LXI, LXIII D et E). C'est un crâne bien conservé dont la mâchoire inférieure n'était plus en connexion. Les deux hémimandibules étaient fossilisées séparées mais à côté

* Mohammed Habbaz fut prospecteur et ouvrier de l'équipe cinq ans durant. C'est à lui ou à des membres de sa famille que l'on doit la découverte d'un nombre appréciable de gisements, en particulier le XI, que M. Habbaz et son frère localisèrent en 1963.

Source : MNHN, Paris

du crâne. L'une, la droite a pu être préparée, au moins sommairement. L'autre, la gauche, a sa moitié postérieure fossilisée contre la face ventrale d'une petite interclavicule qui a du appartenir à un individu plus petit que A. Le crâne n'a subi que peu de déformations. Toutefois, une compression dans le sens longitudinal a entraîné le chevauchement de certains os du crâne et a déformé les orbites au point de presque les réduire à l'état de fentes transversales. La zone comprise entre la partie antérieure des *pariétaux* et l'avant des orbites et touchée particulièrement par cette détérioration. Le territoire circum-orbitaire est plus ou moins écrasé. Cette région moyenne a en quelques sorte servi de « zone tampon » pendant la compression. Ce spécimen, si nous tenons compte des déformations subies, et surtout si nous opérons une correction basée sur les autres spécimens, nous permettre d'apprécier valablement la morphologie de ce genre.

L'essentiel du matériel post-crânien étudié ci-après provient aussi du même individu. En effet la plus grande partie du rachis suivait le crâne, ainsi que le plastron thoracique ventral (interclavicule et clavicules, mais incomplètes (pl. LXX O). Était également présents : un humérus, un fémur et un autre os long non identifié de façon précise (pl. LXX A, B, C, L, M, N). De nombreuses côtes ont été fossilisées, surtout au-dessus du plastron thoracique. Tous ces restes osseux étaient inclus dans un grès dur silicieux et le dégagement de ces pièces s'est avéré difficile.

On pouvait d'abord penser que cet individu était très jeune, non parce qu'il était petit, mais parce que ses sutures étaient nettement marquées, au moins en ce qui concerne le toit crânien. En fait l'étude détaillée montre une ossification apparemment achevée. L'examen du spécimen E (pl. LX C et LXVI A et B), de même dimension que le A, montre que les sutures ne sont très accusées que dans les zones de grande déformation. Il est donc plus probable que le spécimen A est un individu plus petit que les autres dont les sutures ont été accusées par la pression subie d'arrière en avant.

Pièce B (pl. LXII B et C, LXIII A, B, C). C'est une moitié postérieure de crâne bien conservée. Il ne semble pas que ce crâne ait subi de déformations autre qu'un minime écrasement vertical de l'arrière crâne dans sa partie médiane, ce qui s'est traduit par un léger télescopage des os au niveau des sutures lorsque la direction des os se situe plus ou moins dans un plan vertical ou oblique (trabecula parotica et columna verticalis). Je rappellerai que la trabecula parotica est constituée par les processus parotique et parocccipital de l'*exoccipital* et du *tabulaire*, tandis que la columna verticalis est l'union du processus vertical de l'*exoccipital* et du processus supraoccipital du *post-pariétal*. On ne note pas de déformations transversales appréciables (cf. pl. LXII B).

Pièce C (pl. LXII A, LXIV A et B, LXVII A et B). Contrairement à B, c'est un crâne dont manque la partie occipitale. Il est tronqué sur sa gauche dès l'arrière de l'orbite. Il a subi un léger aplatissement qui s'est manifesté essentiellement par un rabattement, vers le bas et l'intérieur, de la partie post-orbitaire latérale du crâne. Cet écrasement se manifeste davantage dans la mandibule dont la partie inférieure a été comprimée fortement dans un plan horizontal, prenant une forme plane à la base au lieu d'être en quille. Les sutures osseuses sont difficilement discernables sur le crâne lui-même, à peu près invisibles sur la mandibule.

Pièce D (pl. LXV, LXVI D, LXVII C et D). Cet individu représente à peu près la même partie du crâne que la pièce C, avec un écrasement moindre mais avec une très mauvaise conservation de l'ornementation du toit crânien et des sutures osseuses. Le toit crânien donne l'impression d'avoir été raboté avant fossilisation. Le crâne a été étiré en longueur. La mâchoire inférieure est également très déformée. Les dents des *maxillaires* sont nettement visibles, celles de la mandibule cachées. Le palais, comme celui de la pièce C est bien conservé mais la moitié de ce qu'il en reste est dissimulée par la mâchoire inférieure en occlusions.

Pièce E (pl. LX C, LXVI A et B, LXVIII A et B). Cet échantillon est celui qui a été affecté par le plus de déformations mécaniques. Il a subi une compression latérale très forte, probablement de l'arrière-crâne gauche vers l'orbite droite et du haut vers le bas, le crâne ayant été probablement bloqué sur sa droite par un corps arrondi sur lequel est plus ou moins enroulé son côté droit. On note une forte cuvette d'enfoncement au-dessus de l'orbite gauche. L'ensemble du crâne est très comprimé dans un plan sagittal et de ce fait le palais n'a pas pu être préparé de façon satisfaisante. L'hémi-mandibule gauche sera pratiquement notre seule référence pour cette partie du squelette. Il faut noter la grande résistance mécanique du massif occipital qui a subi de façon plastique l'importante compres-

Source : MNHN, Paris

sion. La robutesse de cette structure qui s'ordonne en poutrelles d'orientations différentes partant des *exoccipitaux* est mise en évidence par l'effet des forces qui se sont exercées sur elle : un léger chevauchement des os au niveau de certaines sutures avec un raccourcissement des processus, une accentuation de l'ouverture des fenêtres qui, d'ordinaire orientées principalement dans une direction transversale sur cette face du crâne, ont eu tendance à s'élargir dans le sens vertical. L'étude de la face occipitale aura été favorisée par cette déformation puisque l'intérieur des fenêtres est mieux visible.

Ce spécimen nous servira principalement pour l'étude de la région anté-orbitaire (pl. LXVI B) et celle de l'occiput (pl. LX C).

Un fragment de crâne, désigné F, reste d'un petit individu, sera figuré pl. LXVIII D mais très peu utilisé au cours de la description.

Tableau 4. — Grandeurs et paramètres.

n° de spécimens	A sans correction	A avec correction	D	D + P + F	G	H	O
A	10 cm	11 à 13 cm	3,7 cm	6,3 cm	1,5 cm	2,1 cm.	0,6 cm
B	?	?	?	?	2,5 cm	2,7 cm	?
C	?	?	5 cm	10 cm	2,7 cm	?	0,7 cm
D	?	?	5,3 cm	?	?	?	0,7 cm
E	11 cm	12 à 14 cm	4,5 cm	?	?	?	0,7 cm

n° de spécimens	P	E	C	B	Jj	Ll	Hauteur de l'occiput (Parasphénoïde-Postpariétaux)
A	?	?	5 cm	7,3 cm	5 cm	2,5 cm	2 cm
B	2,1 cm	?	7 cm	10,2 cm	?	4 cm	1,6 cm
C	2,4 cm	4,5 cm	?	?	?	?	?
D	2,4 et 1,6 cm	3,7 cm	?	?	?	?	?
E	1,9 et 1,3 cm	2,1 cm	3,7 cm	?	?	?	2,1 cm

III. — DESCRIPTION DU CRÂNE

III.1. — Préliminaires.

Les cinq spécimens présentés ci-dessus ne portent encore aucun numéro de catalogue définitif. Je rappelle que ces recherches ont été entreprises en collaboration avec le Service de la Carte Géologique du Maroc, pays auquel doit échoir une partie de la collection après étude. Je désignerai donc, comme je l'ai fait ci-dessus (pp. 183 à 185) par les lettres A, B, C, D, E, les cinq spécimens que je viens de caractériser par leur état de conservation.

La base de description sera le spécimen A, probablement au même stade de développement que le spécimen E. Je donnerai ci-après (cf. tableau 4) un tableau des différentes mensurations effectuées sur les cinq spécimens dans les limites de possibilités qu'autorisent leurs déformations. Quelques essais de correction des chiffres de mesure ont été tentés mais il n'est pas possible de tenter une étude même

Source : MNHN, Paris

restreinte des variations individuelles dans les rapports de dimensions des différents spécimens. J'essaierai seulement, en m'appuyant sur les différents spécimens, de dégager les rapports moyens des dimensions en vue de la reconstitution du genre. Notons que l'individu B, une fois et demie plus grand que A, présente déjà des sutures moins nettes. Même en tenant compte de l'exagération des sutures, exagération résultant des déformations subies, on peut estimer que nous avons un individu mature petit (A) et un individu mature déjà grand (B).

III.2. — Morphologie générale et métrique.

La forme générale du crâne est un triangle isocèle sensiblement moins large que long. Le rapport longueur-hauteur (au niveau des cornes des tabulaires) est environ de 3. La ligne partageant transversalement en deux le crâne passe au niveau du bord postérieur des orbites. Ces dernières sont très latérales, n'étant limitées inférieurement que par une étroite poutrelle osseuse constituée par le *maxillaire* et le *jugal*. Elles sont situées dans un plan incliné à environ 45° par rapport au toit crânien. Leur forme est voisine de celle d'un trapèze dont la grande base serait le bord externe. On peut constater que la position des orbites chez *Almasaurus* se rapproche davantage de celle observée chez les Métoposauridés que de celle des Benthosuchidés. Chez ces derniers les orbites sont moins antérieures. Leur position latérale par contre se rencontre plus fréquemment, par exemple chez *Mahavisaurus*.

Une autre caractéristique de cette forme est la position terminale des narines, pratiquement jointives, simplement séparées l'une de l'autre par un pont osseux (cf. pl. LXII A et LXVI C).

Ce pont osseux est rehaussé par rapport à la partie antérieure du crâne, le relèvement se faisant sentir dès l'arrière des os nasaux. L'extrémité des *prémaxillaires* est de plus légèrement rabattue vers le bas, formant crosse par dessus la symphyse mandibulaire (fig. 95 ; pl. LXIIf E, LXV A, LXVII B et D). Cette disposition ressort davantage grâce à la présence sur chaque *prémaxillaire* de deux grosses dents en crochets, dirigées vers l'arrière (pl. LXV A). Le museau, sans être pointu, est étroit à son extrémité.

La moitié antérieure du crâne de cette forme évoque les Métoposauridés ou *Lyrocephalus euri* par son aplatissement. Cela peut se constater sur les individus A, C, D.

La section transversale de la partie postérieure du toit crânien est trapézoïdale, les charnières des joues étant en vue postérieure au niveau des cornes des *tabulaires* (fig. 87, 89 ; pl. LX B et C, LXIII B). *Almasaurus* se rapproche de Benthosuchidés et des Capitosauridés par ce profil postérieur. Le trou pariétal est à mi-distance de la ligne joignant le bord spotérieur des orbites et du bord du toit crânien. Les joues ont une inclinaison d'environ 45° par rapport au toit crânien. Les échancrures otiques sont plus petites que chez les Benthosuchidés mais ce qui est surtout remarquable chez *Almasaurus* c'est leur tracé presque quadrangulaire (fig. 82 ; pl. LX A, LXII B).

La face occipitale obéit à un mouvement de courbure d'ensemble qui est une concavité centrée sur le trou occipital. Les condyles occipitaux et les os *carrés* se projettent vers l'arrière. La ligne postérieure du toit crânien marquée par les *postpariétaux* et les *tabulaires* est ensellée selon le mouvement de courbure d'ensemble de la face occipitale.

La face palatine (fig. 84) présente des fenêtres interptérygoïdiennes larges (le rapport de leur longueur à leur plus grande largeur est de 2,6) qui ont une forme propre à ce genre : leurs extrémités antérieure et postérieure sont marquées par un brusque rétrécissement (pl. LXf A). Les fosses des adducteurs (fenêtres palatines postérieures) sont de forme sensiblement triangulaire, relativement petites et profondes. La partie du palais située en avant des fenêtres interptérygoïdiennes est brève, n'occupant que le tiers antérieur, environ, de la face intérieure du crâne. Il faut noter à l'arrière que la plaque basale du *parasphénoïde* et les branches carrées du *ptérygoïde* forment une voûte et que corrélativement les os *carrés* sont rejetés vers le bas et vers l'arrière par rapport au toit crânien. On trouve une disposition comparable chez les Capitosauridés.

Les mâchoires inférieures ont été conservées, nous l'avons vu, chez les individus C, D, E, soit tronquées comme le reste du crâne (C et D) soit complètes mais déformées et d'observation difficile comme l'hémimandibule droite de E (pl. LXVIII A et B). Une hémimandibule appartenant au crâne A

Source : MNHN, Paris

(pl. LXVIII C) permettra de compléter la description. Elle serait de type sensiblement benthosuchidé en ce qui concerne la morphologie avec une symphyse peut-être davantage aplatie, en spatule que celle des mandibules rencontrées chez les Benthosuchidés. Elle est de toute façon beaucoup plus gracile que celle des Métoposauridés. Une observation qui nous paraît intéressante est celle de la conformité de structure, visible sur les spécimens C et D, entre les parties antérieures du palais et la symphyse mandibulaire (cf. par exemple pl. LXfV et LXV). La mandibule s'enclenche en effet de façon précise entre, d'une part, les quatre grosses dents prémaxillaires, d'autre part, les crocs vomériens (dents préchoanales). Précisons que le terme de « eroc » sera employé là où les auteurs de langue anglaise disent « tusk ».

L'ornementation est sans doute le caractère le plus qualitatif du crâne. Sa description ne peut avoir qu'une valeur très subjective. Je préfère renvoyer pour son appréciation fidèle aux planches (LX A, LXII A et B, LXVIfI D). Cette sculpture du crâne consiste en cupules hexagonales s'ordonnant en alignements dans les plages d'accroissement. Ces alignements de cupules ne se résolvent pas en rainures comme cela peut se constater par exemple chez *Metoposaurus*, même chez des individus très jeunes. C'est avec *Peltostega erici* Wiman ou avec *Aphaneramma rostratum* Woodward que les ressemblances de cette ornementation sont les plus nettes. Chez ces genres les cupules sont proportionnellement très petites et très serrées. On distingue, toutefois, chez *Almasaurus*, les deux zones de croissance anté-orbitaire et post-orbitaire, mais c'est la zone postérieure qui est le mieux marquée (cf. pl. LXff A et B). La zone antérieure apparaît seulement soulignée par l'alignement de quelques cupules. Ainsi que je l'ai dit, dans les zones d'accroissement, par exemple à la partie postérieure des *frontaux*, les cupules s'ordonnent en alignements, sans que les parois séparatrices des cupules ne s'effacent. Si nous remarquons que chez *Metoposaurus* le nombre d'unités d'ornementation (cupules et rainures) a tendance à diminuer chez les grands individus, alors que l'on constate plutôt l'inverse chez *Almasaurus*, on peut se demander s'il ne s'agirait pas de deux expressions très différentes de la croissance osseuse qu'il serait souhaitable qu'une étude histologique pût préciser.

III.3. — Anatomie du crâne.

fIf.3.1. — *Principales affinités perceptibles.*

Nous avons déjà constaté une confluence de caractères morphologiques que l'on retrouve dans diverses familles. Au niveau de l'anatomie de détail existera une même réunion de caractères benthosuchidés, métoposauridés, trématosauridés ou rhinesuchidés.

La morphologie et l'anatomie *crânienne* de *Almasaurus* dans leur ensemble le placent incontestablement dans les stéréospondyles, dont il partage en effet quelques-uns des principaux caractères : aplatissement du crâne, grandes cavités palatines, articulation mandibulaire postérieure au niveau de la partie postérieure du toit crânien mais à peu près au même niveau que les condyles, intertemporal absent, pariétal n'entrant pas en contact avec le post-orbitaire, ptérygoïdes n'atteignant pas les vomers, existence d'un processus cultriforme du parasphénoïde, exoccipitaux en contact avec les ptérygoïdes, ces derniers fusionnés avec la boîte crânienne, deux condyles occipitaux bien distincts formés par les exoccipitaux, ossification de l'exoccipital s'étendant en avant dans la région otique.

IIf.3.2. — *Sillons sensoriels.*

Une certaine tendance à la réduction de largeur des sillons sensoriels, à une réduction du sillon supra-orbitaire, peut se constater chez *Almasaurus*. Les sillons sont par contre nets sur les côtés du crâne et à l'arrière de celui-ci avec même une multiplication des unités.

• *Sillon supra-orbitaire :* son observation est difficile car il est plus ou moins vestigial chez tous les spécimens. D'après l'observation de l'exemplaire A, il semblerait que ces sillons confluent en avant, au niveau de la suture des prémaxillaires avec les nasaux en un canal unique qui serait la rai-

Source : MNHN, Paris

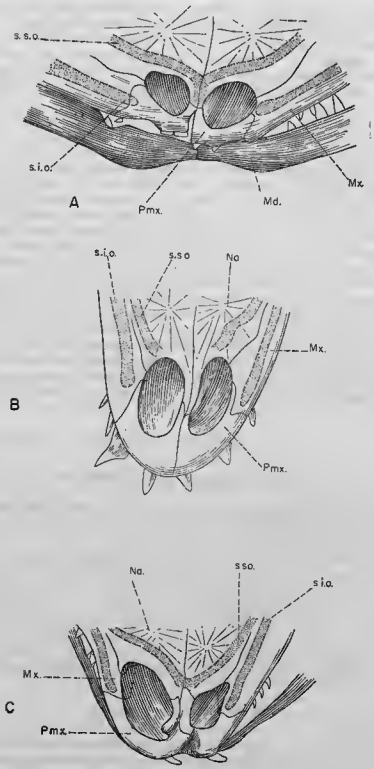


FIG. 78. — *Almasaurus habbazi*.

A. Museau du spécimen C, vu de face. — B. Museau du spécimen E, vu antéro-dorsalement. — C. Museau du spécimen D, vu antéro-dorsalement.

Ab. — Md. : mandibule ; Mx. : maxillaire ; Na. : nasal ; Pmx. : prémaxillaire ; s.i.o. : sillon infra-orbitaire ; s.s.o. : sillon supra-orbitaire.

Source : MNHN, Paris

nure constatée sur le pont osseux des prémaxillaires séparant les narines. Ce sillon s'interrompt apparemment avant d'atteindre le bord du museau (cf. fig. 78).

En direction de l'arrière du crâne, chaque sillon traverse le nasal en longeant son bord externe, puis suit la suture naso-lacrymale pour se diriger ensuite vers le centre de radiation du lacrymal qu'il traverse. Il remonte ensuite vers le centre de radiation du préfrontal qui sera également traversé (fig. 79). Il longe enfin la suture préfronto-frontale. Autant que j'ai pu en juger, on ne peut plus suivre ce sillon vers l'arrière à partir du niveau de la suture du préfrontal avec le post-frontal. Il est délicat d'affirmer qu'aucune liaison vestigiale n'existe entre le sillon supra-orbitaire et la partie post-orbitaire (ou « otique ») du sillon infra-orbitaire, sur le territoire du post-frontal, dans la mesure où la région orbitaire des spécimens dont je dispose est une de celles dont l'observation est difficile. On note seulement chez *Almasaurus* une très courte continuation du sillon infra-orbitaire depuis le centre de radiation du post-orbitaire en direction du post-frontal, sans que ce dernier os soit atteint semble-t-il (pl. LX A, à droite).

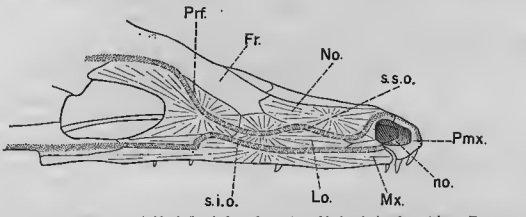


Fig. 79. — *Almasaurus habbasi*. Partie latérale antéro-orbitaire droite du spécimen E.

Ab. — Fr. : frontal ; La. : lacrymal ; Mx. : maxillaire ; Na. : nasal ; na. : narine ; Pmx. : prémaxillaire ; Prf. : préfrontal ; s.i.o. : sillon infra-orbitaire ; s.s.o. : sillon supra-orbitaire.

• *Sillon infra-orbitaire* : il débute dans le maxillaire juste derrière la suture antérieure maxillaire-prémaxillaire. Il longe le bord externe du lacrymal, dessine dans le maxillaire, au niveau du centre de radiation du préfrontal un S peu fermé et pénètre à la moitié de la longueur de l'orbite dans le jugal (fig. 79). Un peu avant le niveau du centre de radiation du jugal, un peu après l'orbite, il s'infléchit vers le baut en direction du centre de radiation du post-orbitaire qu'il traverse (pl. LX A, LXIII E).

• *Partie otique du sillon infra-orbitaire*. C'est la branche interne du sillon infra-orbitaire, après la suture du jugal et du post-orbitaire, le sillon jugal (préoperculaire de Stensiö, 1947) s'étant détaché du sillon infra-orbitaire ou, si l'on préfère, le continuant vers l'arrière (fig. 95). Après avoir atteint le centre de radiation du post-orbitaire le sillon infra-orbitaire le dépasse légèrement puis part vers le centre de radiation du supra-temporal qu'il dépasse pour venir mourir peu après vers l'arrière du supra-temporal.

• *Sillon supra-maxillaire*. Il demeure en partie hypothétique car il est à craindre qu'il ne s'agisse de la suture des os maxillaire et jugal, tout au moins dans sa partie antérieure. A l'extrémité postérieure du maxillaire il pénètre dans le quadrato-jugal où il décrit une courbe à légère convexité dorsale avant de s'arrêter (fig. 80). Ce sillon correspondrait aux divisions moyenne et antérieure (bc1 et hc2) du sillon supramaxillaire dans le modèle synthétique de réseau sensoriel de la joue établi par Stensiö (1947, fig. 26 D). La division bc1 serait très marquée chez *Almasaurus*.

• *Sillon jugal*. Un problème d'homologie se pose en ce qui concerne le sillon jugal.

— Chez les Trématosaures la bifurcation du sillon jugal se fait en principe avant la suture du jugal avec le post-orbitaire. Puis le sillon jugal traverse la partie postérieure du jugal et la partie inféro-

Source : MNHN, Paris

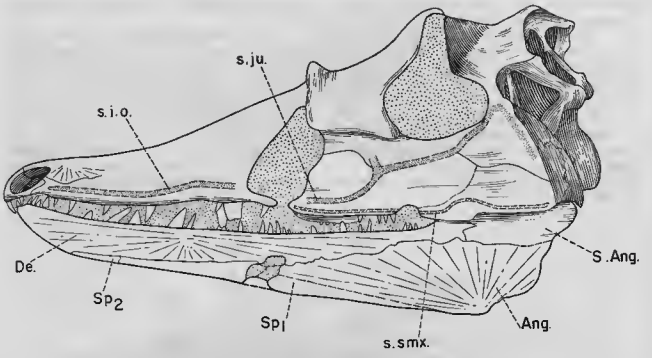


FIG. 80. — *Almasaurus habbazi*. Vue latérale gauche du spécimen E.
Ab. — Ang. : angulaire ; De. dentaire ; S.Ang. : sus-angulaire ; s.i.o. : sillon infra-orbitaire ; s.ju. : sillon jugal ; s.mx. : sillon maxillaire ; Sp. : splénial.

latérale du squamosal pour s'arrêter avant le bord postérieur de cet os. C'est, du moins ce que l'on observe chez *Trematosaurus brauni*, *Aphaneramma rostratum* (chez lequel le sillon longe la suture squamoso-quadratojugal), *Lyrocephalus* (où il s'arrête à peine entré dans le squamosal).

— Chez *Peltostega* son tracé n'est plus aussi clair : il se situe un peu plus bas et se scinde avant la suture du jugal et du quadrato-jugal en deux branches. La branche supérieure longe, après avoir pénétré dans le quadrato-jugal, la suture du squamosal et du quadrato-jugal pour s'arrêter bientôt. La branche inférieure s'arrête dans le quadrato-jugal. Stensiö (1947, p. 94) a montré que la branche inférieure représentait la partie moyenne (he2) du sillon supramaxillaire.

— Benthosuchidés. Son tracé est dans ce groupe, voisin de celui que l'on observe chez les Trématosaures : une fois sorti du jugal, il longe la suture de cet os et du squamosal tantôt dans le quadrato-jugal, tantôt dans le squamosal. Chez *Volgasaurus* son tracé passe tour à tour sur le territoire de ces deux os. Dans le genre *Benthosuchus*, sa position varie. Chez *Benthosuchus madagascariensis* il se bifurque dans le jugal, la branche supérieure (sillon jugal) passant dans le squamosal pour s'infléchir dans une direction postéro-latérale à l'arrière, la branche latérale allant finir au milieu du quadrato-jugal.

— Métoposauridés. La règle la plus courante est qu'il longe dans le quadrato-jugal la suture du squamosal et du quadrato-jugal. C'est en particulier ce que l'on observe chez les Métoposaures d'Izarifen (*Metoposaurus ouazzoui*).

— Chez *Deltasaurus kimberleyensis* Cosgriff (J. W. Cosgriff, 1965, fig. 1, fig. 4 a), il vient mourir rapidement dans le squamosal.

— Un tracé particulièrement intéressant du sillon jugal est celui observé chez *Neldasaurus wrightae* (Chase, 1965). Il s'agit d'un Rachitome du Permien inférieur du Texas et il ne peut donc pas être question de rechercher une parenté entre *Neldasaurus* et *Almasaurus*, mais il me semble utile de souligner une des ressemblances existant entre les deux genres. Chez *Neldasaurus* le sillon jugal pénètre dans le squamosal, passe par son centre de radiation, puis tourne vers le bas pour longer le bord postérieur du squamosal.

Source : MNHN, Paris

— C'est ce tracé qui se rapproche le plus de celui constaté chez *Almasaurus* et qui nous autorise à homologuer au sillon jugal celui qui se sépare de la branche post-orbitaire après la suture du jugal et du post-orbitaire, longe ensuite cette suture, passe par le centre de radiation du squamosal pour venir ensuite longer son bord postérieur en direction de l'articulation mandibulaire et s'arrêter à la suture du squamosal et du quadrato-jugal.

Stensiö (1947) appelle « sillon préoperculaire » ce que j'ai appelé sillon jugal. Stensiö emploie cette désignation par homologie avec les dispositions connues chez les Crossoptérygiens Rhipidistiens. Ce sillon serait situé plus haut chez les formes géologiquement vieilles que chez les formes récentes. Il serait par conséquent situé anormalement haut chez *Almasaurus* puisqu'il traverse le centre de radiation du squamosal, ce qui est sa position originelle. Cet emplacement s'accorde mal avec l'âge Trias supérieur de *Almasaurus*, genre qui montre sur d'autres plans des caractères évolués. Cet archaïsme expliquerait les ressemblances constatées à propos de ce sillon entre *Almasaurus* et des genres tels que *Neldasaurus*, *Deltasaurus* ou *Greererpeton*.

Il existe chez *Almasaurus* un sillon vestigial sous forme de cryptes alignées sur la suture du squamosal et du quadrato-jugal ainsi que dans le jugal. Il est observable sur le spécimen B principalement (pl. LXIII C).

On peut d'abord penser qu'il s'agit de la division moyenne (bc2) du sillon supramaxillaire de Stensiö. Toutefois, dans le modèle de réseau sensoriel de la joue construit par Stensiö, ce sillon est transversal par rapport aux autres alors que chez *Almasaurus* il a perdu ses connexions avec le sillon prémaxillaire et le sillon préoperculaire (appelé ici jugal) et qu'il est disposé longitudinalement sur la suture quadrato-jugal-squamosal et dans la partie postérieure du jugal.

Chez *Peltostega*, la division moyenne du sillon supramaxillaire existe, nous l'avons vu, mais presque horizonale, disposition dont se rapproche par conséquent *Almasaurus*. Mais chez *Peltostega*, le sillon préoperculaire se situe à la place du sillon discuté présentement, sur la suture du quadrato-jugal et du squamosal, quant à la division bc2 (Stensiö, 1947, fig. 27 c) elle se trouve plus bas, dans le quadrato-jugal et dans le jugal.

Il faudrait donc l'homologuer, peut-être pas au sillon jugal (préoperculaire) proprement dit, mais à une bipartition inconstante de ce sillon ou bien à une néoformation chez ce genre qui présenterait, comme certains Trématosaures, une tendance à la multiplication des sillons sensoriels postérieurs. Ce sillon pourrait être aussi un témoin d'un ancien tracé du sillon préoperculaire. En ce cas, la division bc2 serait absente. Mais il est difficile de comprendre les antécédents de la disposition imaginée dans cette hypothèse.

III.3.3. — *Ostéologie du toit crânien et de la partie dorsale de l'occiput* (fig. 81, 95 ; pl. LX A, LXII A et B, LXIII C, D, E).

C'est principalement sur les spécimens A et B, dont les sutures osseuses sont bien visibles, que je fonderai ma description du toit crânien. Je recourrai aux spécimens C, D, E en cas de nécessité.

Prémaxillaires. — La limite postérieure de leur branche latérale est assez difficilement discernable. La suture médiane avec les nasaux se place environ au milieu du pont osseux séparant les narines (fig. 81 ; pl. LX A). Ce pont osseux est constitué uniquement par la jonction de deux étroites travées osseuses entre lesquelles se trouvent une rainure qui représente peut-être la confluence des deux sillons supra-orbitaires. Sur l'individu C (pl. LXII A) on suit partiellement, à l'intérieur de la cavité nasale, le tracé interne de la suture du prémaxillaire avec le maxillaire. Latéralement, la suture avec le maxillaire se situe presqu'à l'arrière des narines, derrière la deuxième grosse dent de chaque prémaxillaire. En effet, une des caractéristiques d'*Almasaurus* est la possession sur chaque prémaxillaire de deux grosses dents obéissant au système de remplacement dentaire binaire des Stégocéphales car on distingue entre ces crocs les cicatrices dentaires des dents de remplacement. On trouvera ci-après le tableau de situation des dents fonctionnelles par rapport aux cicatrices dentaires, sur les prémaxillaires des individus A, C, D, E. Je l'exprimerai sous forme de diagramme où les emplacements dentaires sont numérotés de l'avant vers l'arrière ; les dents absentes étant notées 0. La rangée dentaire est supposée

Source : MNHN, Paris

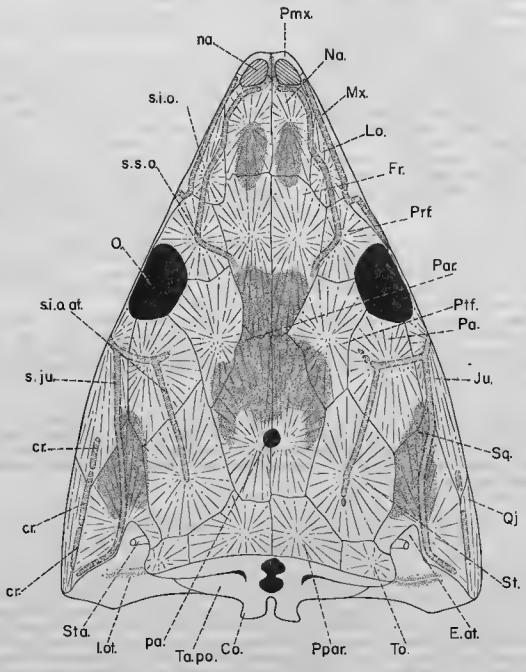


FIG. 81. — *Almasaurus habbazi*. Reconstitution du toit crânien.

Ab. — c.o. : condyle occipital ; cr. : sillon à l'état de crypte ; c.ot. : capsule otique ; Fr. : frontal ; La. : lacrymal ; Lot. : lamelle otique ; Mx. : maxillaire ; Na. : nasal ; ns. : narine externe ; o. : orbite ; Pa. : pariétal ; P.par. : post-pariétal ; Po. : post-orbitaire ; Prf. : préfrontal ; Pt. : ptérygoïde ; Ptf. : post-frontal ; Qj. : quadrato-jugal ; s.ju. : sillon jugal ; s.i.o. : sillon infra-orbitaire ; s.i.o.ot. : partie otique du sillon infra-orbitaire ; s.s.o. : sillon supra-orbitaire ; Sq. : squamosal ; St. : supra-temporal ; Sta. : stapes ; Ta.Pa. : trabecula parotica.

Source : MNHN, Paris

être observée en vue ventrale. Il est remarquable que dans deux cas on peut constater une même anomalie, celle du redoublement d'une dent (3 et 2 sur C, 4 et 3 sur D), qui fait que chaque prémaxillaire porte alors trois dents. Si la « règle » du remplacement alterne avait joué rigoureusement, nous aurions toujours eu deux dents sur chaque prémaxillaire. Nous verrons, en étudiant le palais, qu'un tel redoublement était probablement fréquent puisque sur chaque individu on observe un redoublement d'un ou plusieurs crocs (dents pré- et post-choanales) (fig. 83 ; pl. LXI, LXIV B, LXV B).

A	C	D	E
AVANT	AVANT	AVANT	AVANT
2 1	1 1	1 1	2 1
0	2 0	0	0 0
0 0	0 3	0 0	4 3
4 4	0 0	4 ? 3 0	0
ARRIÈRE	ARRIÈRE	ARRIÈRE	ARRIÈRE

Nasaux. — Ces os sont présents sur les spécimens A, C, D, E. Leurs bords interne et postérieur se suivent assez aisément sur les quatre spécimens. Le bord externe ne se repère correctement que sur les spécimens D, à gauche (pl. LXVI C), et E, à droite (pl. LXVI B). Comme chez la plupart des Stégocéphales permiens et triasiques, l'os nasal constitue tout le bord postérieur de la narine et sa suture avec le maxillaire aboutit à la narine un peu latéralement. L'os est borné postérieurement par le frontal et latéralement par le lacrymal, n'ayant de ce fait aucun contact avec le préfrontal. Cela me paraît être un caractère distinctif intéressant puisque dans tous les groupes triasiques la condition générale est que le préfrontal a un contact avec l'angle postéro-latéral du nasal. Cette séparation des deux os est peut-être due à l'élargissement de la partie antérieure du frontal comme à celui de la partie postérieure du lacrymal. Le nasal a une suture avec le prémaxillaire sur le pont osseux séparant les narines. Il a un contact très étroit avec le maxillaire antéro-latéralement, derrière la narine. Les os nasaux sont de forme à peu près rectangulaire, deux fois plus longs que larges. Il se terminent postérieurement à peu près à mi-distance des narines et des orbites. On peut noter dans la partie antéro-externe du nasal droit du spécimen A une cupule oblongue de nature vraisemblablement pathologique (cup.path. ? : pl. LX A).

Frontaux. — On les distingue assez bien chez les spécimens A et C.

Ils sont très allongés (près du tiers de la longueur du crâne), deux à trois fois plus larges antérieurement que postérieurement, par conséquent de dimension relative comparable à celle des frontaux des Métoposauridés. Ils sont en contact avec les nasaux antérieurement, avec les lacrymaux antéro-latéralement, avec les pré- puis les post-frontaux latéralement. Ils n'ont donc aucun contact avec l'orbite, ce qui est du reste ce que l'on observe chez les Stéréospondyles. Ils se terminent postérieurement au niveau de l'arrière des orbites.

Pariétaux. — Comme chez les Métoposauridés, ils sont de grandeur comparable à celle des frontaux, un peu plus petits cependant. Le trou pariétal est un peu déporté vers leur arrière, en une position intermédiaire entre celle observée chez les Benthosuchidés (à la moitié de l'os) et les Métoposauridés (au tiers ou au quart postérieur). Le trou pariétal se situe également à mi-distance de la ligne transversale passant à l'arrière des orbites et du bord postérieur du crâne. C'est aussi une position intermédiaire entre celle des Benthosuchidés (où il est plus près des orbites que du bord postérieur) et celle des Métoposauridés (où il est au tiers postérieur environ).

Post-pariétal. — De forme pentagonale il est assez petit, mais toutefois près de deux fois plus long que le tabulaire.

Tabulaire. — Il forme la « cornua » de l'échancrure otique (son angle postéro-interne), le fond de l'échancrure étant constitué par le squamosal. Chez *Almasaurus* le tabulaire est particulièrement petit.

Les post-pariétaux et tabulaires ont un volet postérieur vertical perpendiculaire à la table crânienne, situé au-dessous du bord postérieur du toit crânien, au-dessus des fenêtres post-temporales,

Source : MNHN, Paris

et des processus supérieurs des exoccipitaux, avec lesquels ils ont d'ailleurs une suture en commun (cf. p. 203, fig. 89, pl. LX B). Ce volet est déprimé en une gouttière horizontale dans laquelle s'insèraient probablement des muscles releveurs du crâne.

En vue postérieur, le bord postérieur de la table médiane du toit crânien (post-pariétaux et tabulaires) apparait presque horizontal, un peu ensellé au centre (fig. 87, 89 ; pl. LXIII B).

Préfrontal. — Le préfrontal est définissable sur le côté droit de l'écbantillon E (pl. LXVI B), comme le sont sur le même crâne les lacrymal, nasal et la partie antérieure du maxillaire et du jugal. Il est possible de les distinguer du frontal sur le spécimen C (pl. LXII A). Ils se voient aussi sur le spécimen A où, toutefois, par suite des déformations subies par les orbites, les préfrontaux sont désarticulés et déformés (pl. LX A). C'est peut être une des caractéristiques de *Almasaurus habbazi* que de présenter un préfrontal qui participe pour plus du tiers au pourtour de l'orbite.

Le bord externe du préfrontal part en arrière du point situé à l'union du tiers antérieur et du tiers moyen du bord orbitaire externe ou légèrement plus en arrière. Il se dirige vers l'avant et atteint l'angle postéro-interne de la flexure du sillon sous-orbitaire. Il suit en avant sur deux à quatre millimètres le sillon sous-orbitaire, bifurque à angle droit vers le dedans, rejoint le bord externe du frontal après avoir coupé le sillon supra-orbitaire, constituant ainsi le bord antérieur du frontal. Il se détache du bord externe du frontal en son milieu pour rejoindre le bord orbitaire interne un peu en avant de son milieu. Le centre de radiation du préfrontal est traversé par le canal supra-orbitaire.

Post-frontaux. — On peut les distinguer : sur l'exemplaire A où, cependant, ils sont déformés dans leur partie antérieure (pl. LX A), surtout sur l'exemplaire C, où l'on distingue mal leur bord postéro-externe (pl. LXII A), et sur le spécimen B, à droite (pl. XLII B). C'est en fait l'os le plus mal observé chez *Almasaurus*, surtout en ce qui concerne son bord postérieur, ce qui tient à la détérioration de la région orbitaire chez presque tous les spécimens dont nous disposons.

Supra-temporaux. — Ce sont de grands os de plan hexagonal dissymétrique dont le plus grand côté est la suture avec le pariétal. Cet os, presqu'aussi large que long, est traversé en son centre de radiation par le sillon temporal, lequel vient mourir dans la partie postérieure de l'os. Le supra-temporal peut être étudié sur le spécimen A (principalement à droite : pl. LX A), et sur le côté droit du spécimen B (pl. LXII B).

Lacrymaux. — L'observation de cet os est toujours difficile car il se situe dans une région parcourue par les sillons sensoriels supra- et infra-orbitaires. De plus, chez les Stéréospondyles tardifs, ils sont petits et il est difficile d'y distinguer un centre de radiation. Nous avons déjà vu (p. 49) que leur délimitation est particulièrement ardue chez les Métoposauridés et l'on peut se demander si les distinctions établies entre Métoposauridés à lacrymal touchant l'orbite et Métoposauridés à lacrymal ne touchant pas l'orbite ont une valeur très sûre. Le lacrymal chez *Almasaurus* se voit très bien, en particulier sur les spécimens A, C, à gauche (pl. LX A et LXII A), et E, à droite (fig. 79 ; pl. LXVI B). C'est sur les deux derniers qu'il est le plus apparent. De forme plus ou moins triangulaire, cet os a sa petite base constituée par sa suture avec le pré-frontal. Son bord externe est le sillon infra-orbitaire. Son bord interne longe le nasal et rejoint le sillon infra-orbitaire, en avant, assez près de la narine. Le lacrymal est traversé en son centre de radiation par le sillon supra-orbitaire. Ce centre de radiation se situe à l'endroit où le sillon est le plus proche du sillon sous-orbitaire. Le lacrymal est reconnaissable sur le spécimen A mais son importance et ses relations avec les os voisins ne peuvent être précisées que sur les spécimens C et E.

Post-orbitaire. — Le post-orbitaire peut s'étudier sur le côté droit des pièces A et B. La pièce B (pl. LXII B), indemne de toute déformation importante du toit crânien, montre un post-orbitaire droit assez grand, de la taille du supra-temporal (c'est-à-dire environ une fois et demie la longueur de l'orbite) et construit comme lui selon un plan hexagonal. Le bord antérieur de cet os constitue la partie postérieure de l'orbite. Il est traversé en son centre de radiation par le sillon infra-orbitaire.

Maxillaires. — Le territoire de chaque maxillaire est très étroit. C'est une conséquence de l'aplatissement du crâne de l'étroitesse du museau, et de la position très latérale des orbites. Le sillon infra-orbitaire suit le maxillaire jusqu'à l'orbite, puis pénètre dans le jugal. Ventralement, on peut suivre loin très en arrière, jusqu'au quadrato-jugal, le maxillaire qui porte des petites dents presque jusqu'à la suture avec le quadrato-jugal.

Source : MNHN, Paris

Jugaux. — Le jugal est surtout observable sur A et B. Toujours à cause de la position très latérale des orbites, le jugal est chez *Almasaurus* plus réduit que chez la plupart des autres genres triasiques, exception faite des Trématosaures. Il est cependant assez large au niveau de la pointe antérieure du squamosal. Antérieurement il se rétrécit pour se terminer en biseau sur le bord externe de l'orbite. En arrière de l'orbite le jugal s'élargit progressivement vers l'arrière pour se terminer en pointe entre le quadrato-jugal et le squamosal. Il est traversé par le sillon sous-orbitaire qui se ramifie avant la suture du jugal avec le post-orbitaire.

Squamosal. — Il est observable sur A, B et E où il est incomplet et déformé. Le squamosal est relativement court vers l'avant mais assez large en arrière. Il constitue presque tout le bord de l'échancrure otique (fig. 82), la cornua étant constituée par le tabulaire (en ce qui concerne l'échancrure otique cf. également p. 229). Il est parcouru par le sillon jugal qui, ayant traversé l'os jusqu'à son bord postérieur, à l'angle postéro-externe de l'échancrure otique, tourne ensuite vers le bas et le dehors en longeant le bord du squamosal pour s'arrêter avant le quadrato-jugal (cf. pp. 190 et 191). En vue postérieure une gouttière suit le bord squamosal de l'écbancrure otique sous le niveau du toit crânien comme c'est le cas pour les post-pariétal et tabulaire.

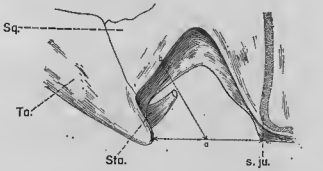


FIG. 82. — Échancrure otique de *Almasaurus habbazi*.
Ab. — s.ju. : sillon jugal ; Sq. : squamosal ; Sta. : stapes ; Ta. : tabulaire.

Quadrato-jugal (partie dermique). — On peut l'étudier sur les spécimens A et B mais également sur E où les quadrato-jugaux sont toutefois déformés par la fossilisation. La longueur de la partie dermique du quadrato-jugal est sensiblement égale à celle de la fenêtre de l'adducteur de la mandibule.

Les parties occipitales des os post-pariétaux, tabulaires, squamosaux, quadrato-jugaux seront étudiées plus loin en même temps que la face occipitale du crâne.

III.3.4. — *Ostéologie du palais* (fig. 83, 84, 85, 86 ; pl. LXI, LXJV, LXV).

Prémaxillaires. — Les limites des prémaxillaires se déterminent relativement bien sur l'individu A, dépourvu de mandibule en occlusion comme le sont par contre C et D. Les relations fonctionnelles des prémaxillaires avec la mâchoire inférieure, le rôle de verrou qu'ils jouent avec celle-ci, se distinguent bien sur les spécimens C, D et E. Alors que les prémaxillaires constituent un butoir antérieur pour la mandibule (fig. 80 ; pl. LXVII A et C), les grosses dents pré- et post-choanales jouent de la même façon le rôle de verrou pour tout mouvement même minime, vers l'arrière ou les côtés, de la mandibule en occlusion.

Chaque prémaxillaire se présente comme une lamelle osseuse palatine portant les dents et dont partent trois processus : l'un est latéral et à une suture avec le maxillaire latéralement à la narine, immédiatement après la grosse dent prémaxillaire la plus postérieure ou après la cicatrice dentaire si l'emplacement dentaire le plus postérieure du prémaxillaire (le quatrième) ne porte pas dent. L'autre est ventro-médial et à une suture avec le vomer, ventralement, entre les deux ouvertures palatines antérieures. Le troisième processus est dorso-médial et prend contact avec le nasal au milieu du pont osseux séparant les narines externes. Les processus vomériens et maxillaires du prémaxillaire encadrent la partie anté-

Source : MNHN, Paris

rieure des deux fenêtres rostrales de l'avant du palais. Il est difficile de préciser le rôle de ces ouvertures, ici comme dans les autres groupes. Pour Jarvik (1942, p. 640) la fenêtre palatine antérieure (désignée ici sous le nom de fenêtre rostrale ; cf. p. 000) des Stégocéphales logeait primitivement la glande intermaxillaire et certains nerfs et vaisseaux, mais elle s'est modifiée chez plusieurs formes et reçut les grands crocs existant parfois sur les mâchoires inférieures. L'examen de la mâchoire inférieure gauche représentée dans le spécimen E montre bien une dent plus grosse que les autres dents mandibulaires et qui se situerait à peu près au niveau de l'ouverture palatine antérieure (ou rostrale). Mais on peut constater que cette fenêtre est un peu disproportionnée par rapport à la grosseur de la dent, autant que l'on puisse en juger par l'examen latéral de la mâchoire.

Vomer. — Nous avons vu p. 195 où se situait sa suture avec le prémaxillaire. Postérieurement sa suture avec le processus cultriforme du parasphénoïde se situe au niveau de la partie antérieure des fenêtres palatines. Sur le spécimen A elle se fait nettement en schindylèse plane, la pointe antérieure du processus s'engrenant entre deux processus envoyés par les vomers. Latéralement, la suture avec le maxillaire contourne le croc vomérien préchoanal après être partie du bord postérieur de l'ouverture rostrale et aboutit au bord antéro-latéral de la choane. En ce qui concerne la suture avec le palatin, elle part du bord médial de la choane et aboutit au bord antéro-latéral de la fenêtre palatine en décrivant une courbe concave vers l'arrière et le dehors (fig. 84, pl. LXI et LXIV).

Les dents portées par les vomers sont 1) les crocs préchoanaux 2) une rangée de dents parachoanales 3) une rangée de dents post-fenestrales.

On peut remarquer que le remplacement binaire n'est aucunement constant pour les crocs préchoanaux puisque sur le spécimen A (à droite), le C (à gauche) et le D (à droite), les deux crocs sont en même temps fonctionnels et à peu près de la même dimension, presque coalescents à la base (pl. LXI A, LXIV C, LXV B). Il faut noter que lorsque la mandibule est en occlusion, elle s'enclenche exactement entre les dents des prémaxillaires en avant et les crocs vomériens préchoanaux en arrière (pl. LXIV et LXV). Les petites dents parachoanales sont médiales par rapport aux choanes, s'ordonnent en deux rangées, parallèles entre elles, de cinq à six petites dents. Ces rangées se détachent antérieurement du bord antéro-latéral de la choane. Elles sont à peu près de la longueur de la choane. Deux autres rangées de petites dents existent médialement, partant à peu près du même niveau que les précédentes, convergeant en V vers l'arrière. La pointe du V se situe un peu en avant du niveau du bord postérieur de la choane. Chaque branche du V est constituée par cinq à six dents post-fenestrales.

La surface des vomers du spécimen C est, non pas parsemée de denticules, mais assez irrégulière, un peu gaufrée et granulée, surtout antérieurement. Cela ne se constate pas sur les autres spécimens.

Sur le spécimen A, il existe entre les deux prémaxillaires, sur leur face palatine, un foramen médian allongé en forme de larme à pointe arrière (fo.pmx. : fig. 83 et 84 ; pl. LXI). Une autre ouverture médiane du palais se retrouve un peu en arrière, sur la ligne de suture des vomers. La première de ces ouvertures ne pourrait pas se voir en principe sur C et D puisque l'occlusion de la mandibule avec le crâne cache la partie la plus antérieure du palais (pl. LXIV et LXV). Le foramen postérieur devrait par contre pouvoir se remarquer. Or, sur le palais du spécimen D, aucun foramen médian n'existe à l'arrière des crocs, préchoanaux. Sur C, la suture intervomérienne est un peu écartée en avant et en arrière des rangées de dents post-fenestrales sans que l'on puisse parler de foramen. Il ne reste donc en cause que la pièce A qui est, avec le crâne écrasé E, l'individu le plus petit, donc vraisemblablement le plus jeune des cinq dont nous disposons pour cette étude.

Jarvik (1942, pp. 459-461, 632-633, fig. 87) compare une fossette située chez *Heptasaurus* (« *Mastodonsaurus* ») *cappelensis* (Wepfer) à la pointe très antérieure du parasphénoïde à celle observée au même endroit chez *Eusthenopteron foordi* Whiteaves et pense que c'est là l'orifice postérieur du canal intervomérien, canal qui serait en relation avec l'existence d'une glande inter-maxillaire dont la plus grande partie serait située chez les Stégocéphales dorsalement par rapport à la fenêtre antérieure palatine (rostrale). Cette fenêtre est paire chez *Almasaurus* comme chez *Mastodonsaurus*. La glande intermaxillaire se trouvait, selon Jarvik, dans un espace correspondant au « cavum prenasale » des Anoures (Jarvik, 1942, p. 634 ; Säve-Söderbergh, 1936, fig. 7 et 8 ; Bystrow et Efremov, 1940, fig. 32-33) Cette position correspond chez *Eusthenopteron* à la « divisio prenasalis communis » de la région ethmoïdienne l'ouverture palatine (rostrale) étant impaire chez ce genre. La fossette intervomérienne et le canal

Source : MNHN, Paris

était, selon toute probabilité, développés pour constituer un conduit efférent commun de la glande intermaxillaire paire (cf. Jarvik, p. 646).

Typiquement, la fossette intervomérienne se situe à la pointe arrière des vomers. Or, autant que nous ayons pu en juger chez *Almasaurus*, la suture des vomers avec le processus cultriforme du parasphénoïde se situe très en arrière, entre les fenêtres palatines (interpterygoïdiennes).

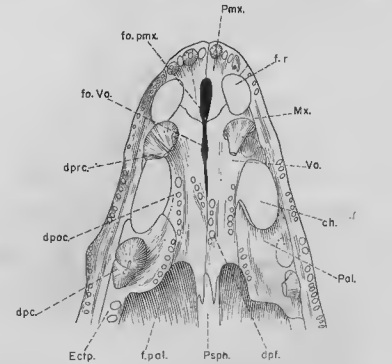


FIG. 83. — *Almasaurus habbazi*. Partie antérieure du palais. Spécimen A.

Ab. — ch. : choane ; dpc. : dents postchoanales ; dpac. : dents parachoanales ; dpf. : dents postfenestrales ; dprc. : dents préchoanales ; Ectp. : ectoptérygoïde ; f.pal. : fenêtre palatine ; f.r. : fenêtre rostrale ; fo.pmx. : foramen interprémaxillarien ; fo.vo. : foramen intervomérien ; Mx. : maxillaire ; Pal. : palatin ; Pmx. : prémaxillaire ; Ps. : parasphénoïde ; Vo. : vomer.

Nous pouvons nous demander si la situation très antérieure, presque médiane, des narines n'a pas amené chez *Almasaurus* de profondes modifications dans le museau, par rapport à celui des autres Stégocéphales. Sans vouloir discuter ici en détail ces problèmes précis, notons que par rapport aux autres groupes triasiques, les ouvertures rostrales sont ici très latérales et externes (fig. 84 ; pl. LXI) tandis que ces dernières sont presque jointives.

Faute en partie de ne pas pouvoir étudier l'espace situé entre le palais et le toit crânien nous pouvons penser, ou bien que les fossettes remarquées sur A sont dues à une accentuation des séparations osseuses par la compression subie, ou bien qu'il s'agirait d'ouvertures du canal intervomérien, qui se fermeraient dans les stades de croissance plus avancés.

Palatins. — Chez *Almasaurus habbazi* les palatins ont une forme caractéristique en sabot recourbé ou en virgule (fig. 84 ; pl. LXI et LXIV). L'extrémité antérieure du palatin constitue du côté interne la suture avec le vomer, du côté externe le bord de la fenêtre palatine. Leur partie médiale est bien visible sur A, C, D, E (à droite), mais on ne distingue leur limite externe et postérieure que sur A, la limite postérieure étant douteuse. Il semblerait que chaque palatin puisse porter deux couples de crocs, le couple postérieur n'étant pas toujours présent. Le deuxième couple de crocs se situerait au niveau du rétrécissement antérieur de la fenêtre palatine et la suture du vomer avec l'ectoptérygoïde passerait exactement derrière ce couple de crocs. La suture du vomer avec le maxillaire est parallèle aux deux couples de crocs palatins et passe juste en dehors d'eux. On peut observer l'existence du deuxième couple de crocs sur le spécimen C (pl. LXIV).

Source : MNHN, Paris

Le bord antéro-médial des palatins est denté. La rangée dentaire du palatin fait suite à l'arrière à la rangée dentaire externe du vomer mais avec un décrochement latéral caractéristique d'*Almasaurus habbazi*. Malgré ce léger décalage latéral, ces deux rangées de rangées de dents vomérienne et palatine dessinent une courbe à concavité externe (fig. 84 ; pl. LXI). La rangée de dents palatines (qui comprend de cinq à sept dents) vient mourir le long du bord antéro-externe de la fenêtre palatine. La suture du

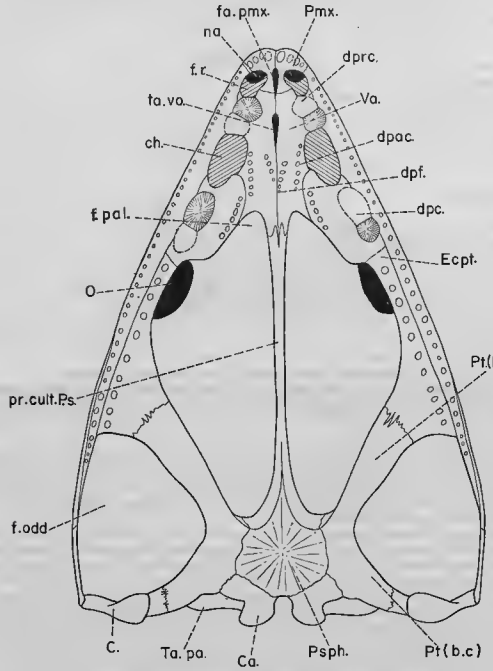


FIG. 84. — Reconstitution du palais de *Almasaurus habbazi*.

Ab. — dpc. : dents postchoanales ; dpac. : dents parachoanales ; dpf. : dents postfenestrales ; dprc. : dents préchoanales ; Ectp. : ectoptérygoïde ; f.add. : fenêtre de l'adducteur ; fo.pmx. : foramen prémaxillarien ; fo.vo. : foramen intervomérien ; f.r. : fenêtre rostrale ; na. : narine externe ; pmx. : prémaxillaire ; pr.cult.Ps. : processus cultriforme du parasphénoïde ; Psph. : parasphénoïde ; Ta.pa. : trabecula parotica.

Source : MNHN, Paris

palatin et du maxillaire est marquée par une rainure assez profonde. La suture du palatin et de l'ecto-ptérygoïde a été repérée sur le spécimen E, à droite.

Ectoptérygoïde. — Comme chez beaucoup d'espèce de Stégocéphales, les limites de cet os sont peu visibles. Chez *Almasaurus* sa suture antérieure avec le palatin est à peu près au niveau de l'arrière de l'œil. Il est également séparé du maxillaire par une rainure assez profonde. Son contact avec le ptérygoïde est vue assez nettement sur le spécimen B, à gauche. Il se situe environ à l'union du premier et du deuxième cinquièmes externes de la branche palatine du ptérygoïde. L'ectoptérygoïde est denté sur toute sa longueur et il est remarquable qu'il porte des dents plus grosses et plus espacées que celles du maxillaire.

Complexe ptérygoïdien en vue ventrale. — Tout subjectif que ce soit disons que l'allure générale des structures palatines chez *Almasaurus* est fine, au même titre que celle des structures occipitales. En fait je n'ai pu avoir accès à aucune face dorsale des os du palais faute de temps et d'individus à sacrifier.

La face ventrale de la branche palatine du ptérygoïde présente sur chacun de ses bords antérieur et postérieur un tore, sur toute sa longueur, que j'appellerai tore ventral antérieur et tore ventral postérieur pour ne pas les confondre avec les structures mises en évidence chez *Benthosuchus sushkini* par Bystrow et Efremov (1940, p. 124, fig. 6 B) sur la face dorsale du même os (torus marginalis et sulcus marginalis). Entre les deux tores, se trouve une dépression allongée triangulaire à pointe proximale que j'appellerai dépression médiane (pl. LXIII A).

Cette branche palatine du ptérygoïde, étroite et mince à son extrémité proximale, va en s'élargissant vers l'extérieur. Le bord antéro-médial de cette branche est doucement galbé, la courbe ayant une convexité antérieure. Le bord postéro-externe manifeste, avec le bord ecto-ptérygoïdien qui lui fait suite, une courbure d'ensemble à concavité postéro-latérale. Mais cette concavité englobe ici un renflement de sens inverse de cette courbure, et situé à l'extrémité distale du ptérygoïde. Cette forme générale est très proche de celle observée chez *Metoposaurus*.

Le corps central du ptérygoïde est relativement étroit et court (pl. LXIII A), ce qui est un autre caractère distinctif de *Almasaurus* par rapport à presque toutes les formes de Stégocéphales triasiques. Ventralement il y a d'abord suture du ptérygoïde avec le corps de parasphénoïde, puis postérieurement avec l'exoccipital.

Le rameau carré du ptérygoïde est court par rapport au rameau palatin (1/2 environ), peu massif, et de largeur égale sur tout son parcours. La suture avec le carré se repère sans difficulté. J'étudierai les parties dorsales du ptérygoïde en même temps que les structures occipitales.

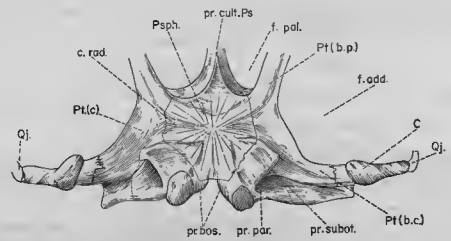


FIG. 85. — *Almasaurus habbazi*. Partie postérieure de la face palatine du spécimen B.

Ab. — C. : carré ; c.rad. : crête radiale ; f.add. : fosse de l'adducteur ; f.pal. : fenêtre palatine ; Pr.cult.Ps. : processus cultriforme du parasphénoïde ; Pr.par. : processus parotique de l'exoccipital ; pr.subot. : processus subotique de l'exoccipital ; Psph. : parasphénoïde ; Pt.(b.c.) : branche carrée du ptérygoïde ; Pt.(b.p.) : branche palatine du ptérygoïde ; Qj. : quadratojugal.

Source : MNHN, Paris

Parasphénoïde. — Deux faits sont à retenir chez *Almasaurus* : la réduction des dimensions relatives du corps du parasphénoïde et le carénage de la face ventrale du processus cultriforme. Il est difficile de décrire avec précision la face ventrale du corps du parasphénoïde car cet os est déformé sur les trois spécimens à ma disposition. C'est une écaille hexagonale dont les deux côtés antéro-externes dessinent une pointe de flèche. Cette pointe est le départ de la carène ventrale du processus cultriforme, carène que l'on suit sur C à peu près jusqu'au niveau de l'avant de l'orbite (fig. 85, 86 ; pl. LXI A). Les deux côtés antéro-externes dessinent chacun de part et d'autre de la pointe un rebord concave vers l'avant et l'extérieur, un peu déprimé en gouttière courbe. Ils constituent les bords postéro-internes de la fenêtre palatine (inter-ptérygoïdienne). Selon Säve-Söderbergh se seraient insérés à cet endroit les muscles retractor bulbi et musculus rectus lateralis. Sur la face ventrale du corps du parasphénoïde (cf. pl. LXIII A) se remarquent deux reliefs à convexité ventrale, allant du centre de radiation de l'os vers le corps du ptérygoïde, de chaque côté et transversalement, en s'élargissant.

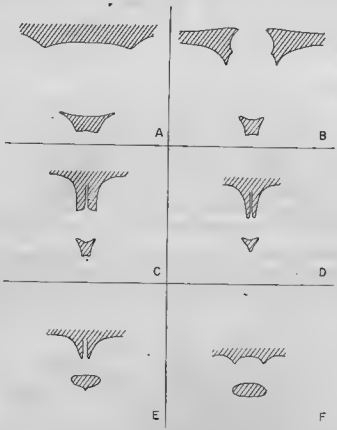


FIG. 86. — 6 coupes transversales du processus cultriforme du parasphénoïde.
et de la partie sus-jacente du toit crânien (et annexes).
A. Niveau de la partie caudale du processus. — B. Coupe passant par le trou pariétal. — C. Coupe en avant du trou pariétal. — D. Coupe au niveau de l'arrière des orbites. — E. Coupe au niveau de l'avant des orbites. — F. Coupe au niveau de la partie antérieure des fenêtres palatines.

Il faut noter aussi l'existence à l'arrière du parasphénoïde de deux territoires triangulaires, juste en avant des occipitaux, bien individualisés sur le spécimen B où l'on a même l'impression qu'ils sont délimités antérieurement par suture (fig. 85). On les voit moins aisément sur A. Ce sont en fait, les exoccipitaux qui, s'étendant sur le parasphénoïde, très fin à cet endroit, le font saillir ventralement sous l'effet de la compression subie par le crâne. Cette observation n'est pas sans intérêt dans la mesure où elle nous permet de repérer l'extension des exoccipitaux (processus basilaris) par rapport au para-

Source : MNHN, Paris

sphénoïde. Ce recouvrement ventral des exoccipitaux par le parasphénoïde rappelle la disposition existant chez les Trématosaures et les Capitosauroïdea, chez lesquels il y a, ventralement, recouvrement complet des exoccipitaux par le parasphénoïde avec cette différence que nous avons ici une extension ventrale moindre du parasphénoïde vers l'arrière et une disposition des exoccipitaux et de leurs sutures avec les parasphénoïdes et ptérygoïdes qui se rapproche davantage de ce que l'on observe chez les Brachyopoïdés puisque les exoccipitaux sont très apparents ventralement, ont une longue suture ventrale avec le parasphénoïde mais aussi avec les ptérygoïdes.

Le processus cultriforme du parasphénoïde est une étroite poutrelle carénée ventralement. La partie proximale du processus n'est accessible ventralement à l'observation que sur le spécimen B. Elle est trop déformée sur A et E pour qu'il soit possible de l'y étudier. Par contre l'extrémité distale est nette sur C et D, le corps même de la poutrelle pouvant être observé sur A, C, D, E (fig. 86).

Notons que le processus cultriforme de *Lyrocephalus* se rapproche de celui de *Almasaurus* par son étroitesse.

III.3.5. — *Ostéologie de l'arrière-crâne.*

III.3.5.1. — *Généralités.*

L'arrière crâne de trois des spécimens est bien conservé, exception faite de quelques déprédations subies par les parois postérieures des fosses des muscles adducteurs de la mandibule, sur le crâne A et sur le crâne B. Le massif central de l'occiput (compris entre les condyles et les cornua) est très bien conservé. Le crâne B a subi une compression verticale et les bords des lamelles osseuses ou de certaines crêtes horizontales ou sub-horizontales sont un peu rabattues vers le bas, fermant ainsi les fenêtres. Le spécimen E au contraire, a été fortement comprimé latéralement, ce qui a accentué l'ouverture des différentes fenêtres, et fait jouer les sutures osseuses au point que certains os se chevauchent. Cette individualisation des os a facilité l'analyse de la face occipitale.

Sur le spécimen A, l'examen à peu près complet des structures postérieures et des quelques structures endocrâniennes conservées a été possible grâce à l'enlèvement provisoire des rameaux palatins des ptérygoïdes, du processus cultriformes du parasphénoïde, des trabecula parotica, et enfin de la joue gauche (fig. 87 C).

La morphologie générale de l'arrière-crâne est très proche de celle observée chez *Benthosuchus* et *Peltostega erici* Wiman. L'examen insuffisamment détaillé de l'arrière-crâne nous amènerait à noter surtout des affinités avec les Benthosuchidés et nous pourrions reprendre pour *Almasaurus* l'essentiel de ce qu'écrivait Nilsson (1946) à propos de *Peltostega* : par sa face occipitale, *Almasaurus* présente le même stade évolutif que la majorité des Stégocéphales géologiquement jeunes. Cette face est déprimée dans son ensemble, dessinant une concavité vers l'arrière et un peu vers le haut.

III.3.5.2. — *Massif occipital médian.*

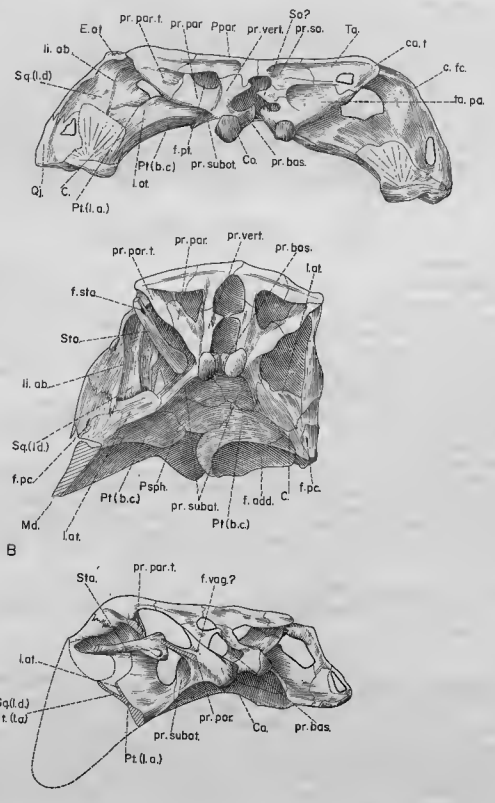
Je rappelle que le massif occipital médian est limité en haut par les cornes des tabulaires, en bas par les condyles exoccipitaux.

FIG. 87. — *Almasaurus habbazi.*

A. Face occipitale du spécimen B. — B. Face occipitale du spécimen E. — C. Face occipitale du spécimen A, après enlèvement de la joue gauche et de la partie moyenne de la trabecula parotica gauche.

Ab. — C. : carré ; c.fc. : crête falciforme ; c.o. : condyle occipital ; co.t. : corne du tabulaire ; E.ot. : échancrure otique ; f.add. : fenêtre de l'adducteur ; f.pc. : fenêtre palato-carrée ; f.st. : foramen stapédial ; f.vag. : foramen du nerf vague ; l.ot. : lamelle otique ; li.ob. : ligne oblique ; Md. : mandibule ; Ppar. : postpariétal ; pr.bas. : processus basal de l'exoccipital ; pr.cult.Ps. : processus cultriforme du parasphénoïde ; Pr.par. : processus parotique de l'exoccipital ; pr. par.t. : processus paroccipital du tabulaire ; pr.So. : processus supraoccipital du postpariétal ; pr.subot. : processus subotique de l'exoccipital ; pr.vert. : processus vertical de l'exoccipital ; Pt. : ptérygoïde ; Pt.(a.) : lame ascendante du ptérygoïde ; Pt.(b.c.) : branche carrée du ptérygoïde ; Pt.(b.p.) : branche palatine du ptérygoïde ; Qj. : quadrato-jugal ; So. : supra-occipital ; Sq.(l.d.) : lame descendante du squamosal ; Sta. : stapes ; Ta. : tabulaire ; Ta.pa. : trabecula parotica.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

— *Post-pariétal et tabulaire.* Nous avons déjà vu que ces deux os projettent au-dessus de la fenêtre post-temporale une sorte d'auvent déprimé en gouttière légère. Au-dessus de l'emplacement maintenant évidé du supra-occipital cartilagineux, cette structure est plus étroite et forme plutôt un léger bourrelet. De par et d'autre du supra-occipital, les post-pariétaux envoient en direction ventrale les processus supra-occipitaux qui rencontrent les processus équivalents des exoccipitaux à peu près à la limite inférieure de l'emplacement du supra-occipital cartilagineux (processus lamellosus).

Les tabulaires présentent dorsalement les mêmes caractéristiques que les post-pariétaux. Ils envoient ventralement, depuis leur angle postéro-latéral, des processus rencontrant les processus supéro-externes des exoccipitaux. La suture des deux os est particulièrement bien visible chez le spécimen E chez lequel les deux processus se chevauchent.

— *Supra-occipital.* Chez *Metoposaurus ouazzoui* (cf. p. 63, fig. 7, 8, 11, 12) il comprend deux parties :

+ Une partie ossifiée constituant le processus lamellosus et réalisant le bord supéro-latéral du foramen magnum.

+ Une partie cartilagineuse prenant son insertion sur le processus lamellosus et emplissant la loge du supra-occipital.

Sur les spécimens A, B et E de *Almasaurus habbazi* la partie médiane de la face occipitale est malheureusement assez détériorée.

Il n'y a que sur le spécimen B et à droite (pl. LXIII B) que l'on peut estimer avoir un indice permettant de penser que le processus lamellosus est bien constitué par un supra-occipital ossifié, individualisé par rapport au processus vertical de l'exoccipital.

— *Basi-occipital.* Le spécimen B nous permet d'apprécier l'importance du basi-occipital. L'épaisseur de la lame basale de l'exoccipital est forte et par analogie avec ce que nous connaissons chez *Metoposaurus ouazzoui* (pp. 65 et suivantes) nous pouvons estimer que le basi-occipital avait chez *Almasaurus* une disposition et une importance très similaire.

— *Exoccipital* (cf. fig. 88). Des quatre processus se détachant de la lame antérieure de l'exoccipital nous avons eu l'occasion d'en citer deux, le processus vertical et le processus parotique.

A) Le processus vertical rencontre le processus supra-occipital du post-pariétal constituant ainsi avec lui la « *columna verticalis* », qui rejoint en arc-boutant le toit crânien. Le processus du post-pariétal est de section rectangulaire au niveau de la suture avec l'exoccipital, puis triangulaire vers le toit crânien.

B) Le processus parotique, dirigé vers le haut et le dehors, se joint au processus paroccipital du tabulaire ; ces processus forment à eux deux une lame osseuse très large chez *Almasaurus* (la « *trabecula parotica* »). Sur A, à droite, la largeur de cette lame est à peu près égale aux trois quart de sa longueur (fig. 87 A ; pl. LX B). La « *trabecula parotica* » se situe dans un plan oblique par rapport à l'horizontale et dirigé à la fois vers l'arrière, le dedans et le haut. Elle forme toit au-dessus de la moitié interne du stapes. Par conséquent, comme chez *Metoposaurus* il est probable qu'une partie de la capsule otique (et l'opisthotique) était recouverte par la trabecula parotica.

Le foramen du X se situait probablement dans l'angle dièdre formé par le processus vertical en dedans, le processus parotique en dehors (fig. 88 A). A moins que l'orifice observé ne corresponde au trou nourricier déjà remarqué chez *Metoposaurus ouazzoui* (cf. p. 61, fig. 12 A).

C) Le processus suhotique se sépare de la lame antérieure en bas, et se dirige latéralement. Il est épais et étalé en éventail chez *Almasaurus*. Nous avons déjà vu quelles étaient ses relations, en vue ventrale, avec le parasphénoïde et le ptérygoïde. Il est impossible d'étudier ses relations avec les mêmes os en vue dorsale faute de pouvoir accéder à la face dorsale du palais.

Comme chez *Metoposaurus* l'extension de l'exoccipital en haut, en avant, en dedans et même latéralement, par l'intermédiaire de ses processus, présentait l'avantage de protéger les structures endocrâniennes postérieures. Le plan structural de la partie inférieure des exoccipitaux, processus suhotique et basal, le distingue radicalement de celui que l'on observe chez les Rhinésuchidés, Trématosaures et Capitosaures, pour le rapprocher des Brachyopoidea où est observé un semblable développement ventral des exoccipitaux. En réalité il s'agit d'un développement général de l'exoccipital vers l'avant.

Source : MNHN, Paris

L'os participe alors largement à la constitution de l'enveloppe ossifiée de l'endocrâne, principalement en ce qui concerne les parois et le plancher. Ses liaisons avec le ptérygoïde sont aussi importantes que chez les Métoposauridés.

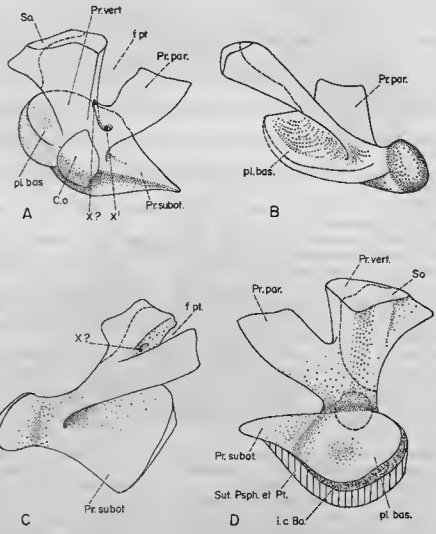


FIG. 88. — Représentation schématique de l'exoccipital et du supra-occipital droit de *Almasaurus habbazi*.
A. Vue postérieure. — B. Vue médiale. — C. Vue latérale. — D. Vue antérieure.
Ab. — i.c.Bo. : insertion du cartilage basi-occipital ; c.o. : condyle occipital ; f.pt. : fenêtre post-temporale ; f.vag. : trou de sortie du nerf vague ; pl.bas. : plaque ou processus basal de l'exoccipital ; pr.par. : processus parotique de l'exoccipital ; pr.subot. : processus subotique de l'exoccipital ; pr.vert. : processus vertical de l'exoccipital ; So. : supra-occipital ; sut.Ps. et Pt. : plan de suture du parasphénoïde et du ptérygoïde.

III.3.5.3. — *Parties latérales (ou ailes) de la face occipitale.*

Ce territoire intéresse les os suivant : squamosal, carré, quadrato-jugal, ptérygoïde (branche carrée). Ils n'ont pu être étudiés que par recoupement des observations faites sur les trois spécimens A, B, E, dont l'état de conservation est très inégal.

Il faut souligner ici que le mauvais état de conservation des spécimens ne permet pas d'entrer dans le détail de la description comme cela fut possible avec *Metoposaurus*. Par ailleurs, exception faite d'une coupe accidentelle, il ne fut procédé qu'à une étude en vue postérieure de cette partie du crâne.

Source : MNHN, Paris

La première remarque que l'on peut faire sur cette région est la quasi-absence de fenêtre palato-carrée, ici réduite à un foramen. Seul peut faire foi ici le spécimen A, à gauche (pl. LX B) Les ouvertures que l'on peut voir sur les spécimens B et E sont dues à une préparation quelque peu « sauvage » ! L'épaisseur de l'os est en effet très faible à cet endroit de l'arrière-crâne.

La deuxième remarque possible est que l'on peut opposer deux parties dans l'aile de la face postérieure : une partie interne dans laquelle on retrouve les structures déjà décrites chez *Metoposaurus*. Une partie externe où les rapports osseux diffèrent nettement de ceux décrits chez *Metoposaurus* mais sont par contre très proches de ceux connus chez les Benthosuchidés.

Squamosal. — Il se différencie postérieurement en une lame descendante disposée perpendiculairement au toit crânien (fig. 87 et 89). Elle est très développée chez *Almasaurus*, constituant la partie dorsale de la paroi postérieure de la fosse du muscle adducteur de la mandibule et le fond de l'échancrure otique. La crête faciforme, qui forme la charnière des parties latérale et occipitale du squamosal, est très saillante à partir de l'angle postéro-latéral de l'échancrure otique car elle est mise en relief par le sillon jugal. Elle forme même un bec saillant à son départ, à l'angle postéro-latéral de l'échancrure, contribuant ainsi à donner à cette dernière son tracé quadrangulaire.

Une linea obliqua partage en deux territoires la lame descendante : cette ligne part de l'angle antéro-latéral de l'échancrure otique et se voit surtout sur les crânes déformés car elle constitue sans doute une zone de plus grande fragilité de la lamelle qui a tendance à se plier à son niveau. La linea obliqua aboutit à l'angle supéro-latéral de la suture du carré avec le rameau carré du ptérygoïde. L'observation des spécimens A et B en vue antéro-interne semble montrer que la lamelle descendante du squamosal avait dorsalement un contact bord à bord avec l'épiptérygoïde. Mais par suite de l'état de conservation défectueux de cette partie du crâne, on ne peut pas dire si le contact se faisait sur toute la hauteur de la lame descendante ou seulement sur une petite partie dorsale de son bord antéro-médial.

Ptérygoïde. — Chez *Metoposaurus* le rameau carré du ptérygoïde envoyait vers l'extérieur une lamelle qui recouvrait le carré sur son côté externe (cf. p. 53, fig. 5, 6, 7). Chez *Almasaurus* le carré paraît avoir une plus grande importance que chez *Metoposaurus* (voir ci-après : « carré ») et la suture carré-ptérygoïde est plus interne que chez ce genre.

Dorsalement et en vue postérieure on retrouve les unités décrites chez *Metoposaurus* :

— En avant, la lamelle ascendante du ptérygoïde qui a une suture avec la lamelle descendante du squamosal (cf. pp. 67 et suivantes, fig. 89 ; pl. LXIII B).

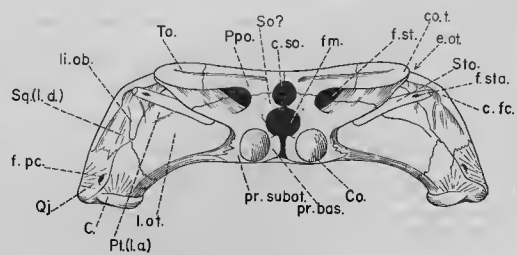


FIG. 89. — Reconstitution de la face postérieure du crâne de *Almasaurus habbazi*.

Ab. — C. : carré ; e.fc. : crête falciforme ; c.o. : condyle occipital ; é.ot. : échancrure otique ; f.m. : foramen magnum ; f.pc. : fenêtre palato-carrée ; f.sta. : fenêtre supra-temporale ; li.ob. : ligne oblique ; l.ot. : lamelle otique ; P.pa. : post-pariétal ; pr.bas. : processus basal de l'exoccipital ; pr.subot. : processus subotique de l'exoccipital ; pt.(l.a.) : lame ascendante du ptérygoïde ; So. : supra-occipital ; Sq.(l.d.) : lamelle descendante du squamosal ; Sta. : supra-temporal ; Ta. : tabulaire.

Source : MNHN, Paris

— En arrière, la lamelle otique, observable en plan sur les spécimens A, B et E mais incomplète sur les trois spécimens cités. L'ablation de la joue gauche du spécimen A a permis l'observation indubitable de sa bifurcation à partir de la lamelle ascendante du ptérygoïde (fig. 87 C ; pl. LX B et C).

Par rapport à ce que nous avons vu chez *Metoposaurus* l'insertion de la lamelle otique commence, dans sa partie externe, nettement plus à l'intérieur que chez *Metoposaurus* : à l'aplomb de l'angle postéro-externe de l'écbancrure otique, c'est-à-dire sous la convexité maximum de la crête falciforme et pratiquement au niveau de la partie supérieure de la suture du carré avec la lame ascendante du ptérygoïde. Le même décalage vers l'intérieur se retrouve en ce qui concerne sa partie interne bien que son observation soit à ce niveau difficile. On peut l'observer jusqu'au stapes (spécimen A, pl. LX B). Mais arrivé à ce niveau d'étroite jonction de la tige du stapes et de lamelle otique, l'interligne des deux formations est masqué par des particules de gangue. De ce fait il est difficile de dire si la lamelle otique passe en avant du stapes ou si son bord interne est coalescent à la tige du stapes comme c'est le cas chez *Metoposaurus ouazzoui* (pp. 72, 78, fig. 7).

Il est impossible de préciser quelle pouvait être, en haut, l'extension de la lamelle otique car n'a été probablement conservée que la base de cette lamelle.

Sous l'insertion de la lamelle otique l'observation est impuissante à déceler la présence d'un « sinus » ptérygoïdien et d'une tubérosité médio-sinusale comme chez *Metoposaurus ouazzoui* (fig. 15). On ne peut évidemment pas conclure de ce défaut d'observation à une inexistence de ces structures car cette partie du crâne est mal conservée.

Carré. — Le plan de la partie externe de l'arrière-crâne est encore plus benthosuchidé que celui du massif occipital médian.

Alors que chez *Metoposaurus* le carré n'apparaît qu'en vue ventrale, recouvert postérieurement et antérieurement par les lamelles correspondantes du quadrato-jugal, extérieurement par le corps du quadrato-jugal, intérieurement par le ptérygoïde, ici, comme chez les Benthosuchidés, le carré a une importante extension dorsale et interne.

— Du côté interne la longueur de sa partie palatine (en dedans de la surface articulaire) est égale au tiers de la longueur de la branche carrée du ptérygoïde.

— Dorsalement et latéralement il recouvre l'extrémité externe de la lamelle ascendante du ptérygoïde.

— Dorsalement sa pointe supérieure monte à l'aplomb de l'angle postéro-latéral de l'échancrure otique.

— Son bord externe descend d'abord presque verticalement, puis en oblique vers l'angle externe de l'articulation crânio-mandibulaire.

En réalité l'observation du spécimen E (fig. LX C) (chez lequel les différents os ont joué, mettant ainsi en évidence les sutures), semble montrer que la limite externe du carré n'est en réalité que le bord interne du quadrato-jugal. En effet la lamelle postérieure du quadrato-jugal recouvre la face postérieure du carré.

Sur la face postérieure du carré il n'existe pas de tubérosité comme chez *Metoposaurus* et d'autres Stégocéphales (cf. fig. 7 et, par exemple, Watson, 1962 : fig. 7, 10, 11).

Sous la lamelle postérieure du quadrato-jugal il est possible que le carré soit percé par le foramen paraquadratum. En vue postérieure ce dernier paraît se situer uniquement sur le territoire du quadrato-jugal. Cette disposition est constatée sur E (à droite) où une certaine exagération affecte les ruptures de plan des sutures tel un chevauchement du quadrato-jugal sur le carré dû à la compression du crâne. Sur E à gauche et B à gauche, bien que la très mince lamelle osseuse du quadrato-jugal qui recouvrait le carré ne soit plus présente, son territoire d'extension est marqué par une couleur plus claire sur le carré et sa limite par un liseré (pl. LXIII B et LX C).

— Ventralement le carré constitue la partie crânienne de l'articulation crânio-mandibulaire. C'est ici une surface bicondylienne. Le condyle externe est le plus petit, le condyle interne étant à peu près deux fois plus large que lui. Entre les deux existe une gorge (pl. LXIII A, fig. 85). Ces trois structures, mais davantage la gorge moyenne et le condyle interne, sont obliques par rapport au plan sagittal, leur direction étant orientée vers l'avant et un peu vers le dedans.

Source : MNHN, Paris

Quadrato-jugal. — J'ai déjà précisé quelle était son extension médiale. Dorsalement il s'étend peu, le foramen paraquadratum étant situé au milieu de l'os. Le bord latéral du quadrato-jugal fait suite à la crête falciforme du squamosal sous forme d'un léger bourrelet.

Du côté externe de la partie articulaire du carré le corps du quadrato-jugal s'appuie sur la face latérale du carré et envoie en avant du carré un processus dont seul le départ a été observé (B, à gauche, pl. LXIII B).

Stapes. — Il n'est visible que sur l'exemplaire A, à gauche (pl. LX B), et le spécimen E, à gauche, et seulement de l'extérieur (LX C). Le stapes, tel qu'il est observable sur les pièces citées est sensiblement parallèle aux trabecula parotica. La tige est relativement grêle, deux fois moins large que la tête, cette dernière représentant en longueur environ le tiers de la longueur totale. Le foramen de l'artère stapédiale est placé très haut sur la tige.

III.3.5.4. — *Endocrâne.*

La recherche et éventuellement l'observation de l'endocrâne, ne peuvent être menées que sur le spécimen A depuis l'avant et un peu depuis le bas.

Cette observation a été facilitée par la résection provisoire des rameaux palatins des ptérygoïdes et du processus cultriforme du parasphénoïde (pl. LXI B, fig. 90).

Chez les Stégocéphales stéréospondyles triasiques l'épiptérygoïde est d'ordinaire une ossification des cartilages palato-carrés ayant une certaine épaisseur et présentant trois processus principaux (fig. 25) :

— Un processus basal plus ou moins étalé, servant à son insertion sur l'entoptérygoïde et faisant un certain angle (*Buettneria, Benthosuchus*) avec le processus ascendant qui n'atteint pas d'ordinaire le toit crânien.

— Le processus otique, situé en principe dans un plan perpendiculaire au précédent. Il faisait liaison avec la capsule otique, le prootique et la lamelle ascendante du ptérygoïde.

Nous n'observons ici rien de tel. On voit dans cette préparation l'aboutissement interne du complexe ascendant au niveau du corps du ptérygoïde : c'est une plaque osseuse faisant liaison entre le palais et le toit crânien. Son bord médial est dans son ensemble oblique du dedans et d'en bas vers le dehors et le haut. A mi-hauteur du palais et du toit crânien ce bord envoie vers le dedans et le haut un processus triangulaire que l'on pourrait prendre à première vue pour le processus ascendant de l'épiptérygoïde. Mais s'il en était bien ainsi il n'aurait pas la conformation habituelle du processus ascendant de l'épiptérygoïde (une tige étroite et son extrémité médiale élargie). Le mieux serait alors de prendre ce processus pour le départ, tronqué, de la tige du processus ascendant de l'épiptérygoïde.

Dans cette hypothèse on pourrait éventuellement admettre que le processus otique est la partie de la plaque ascendante venant juste en dehors du processus en question mais on ne voit pas où pourrait être le processus basal.

En réalité il semble plus près de la réalité d'attribuer la partie la plus médiale du complexe ascendant, dont le processus triangulaire décrit, soit à la partie externe du prootique, ce dernier étant alors incomplet, soit à la partie la plus interne de la lame ascendante du ptérygoïde. Dans les deux cas le bord médial de la plaque transversale située entre le processus triangulaire en haut et le corps du ptérygoïde en bas, ce bord dessinant une concavité vers le dedans, représenterait le bord externe du foramen de sortie du nerfs V1 et l'issue de la veine jugulaire interne (cf. fig. 25).

Sur le spécimen A on se représente mal où pouvait s'insérer la plaque basale de l'épiptérygoïde. En principe ce devait être en avant de la lame ascendante, sur le corps du ptérygoïde. Malheureusement, sur ce crâne, cette partie du palais est télescopée et l'impression s'en dégage que le corps du ptérygoïde est réduit à presque rien en avant de la lame ascendante (pl. LXI B).

Peut être à cause de la même raison aucun processus conique n'a pu être observé.

Notre préoccupation demeurant l'épiptérygoïde on peut noter que le crâne A, considéré en vue antéro-ventrale (fig. 90 A) montre deux os non en place et situés un peu en avant du niveau des bords médiaux des complexes ascendants, contre la face ventrale du toit crânien et déportés vers la droite du crâne (fig. 90 C).

Source : MNHN, Paris

Ils sont accolés par l'une de leurs extrémités, ils sont de dimensions différentes quoique de formes apparemment identiques ou symétriques. Cette différence est sans doute due à un écrasement plus grand subi par l'os de droite. Chaque os est lamellaire, présente une forte constriction en son milieu et deux têtes élargies, déprimées en coupelles, la concavité des deux coupelles étant du même côté de l'os. Les contours de ces têtes de l'os sont plus ou moins losangiques, les côtés du losange étant eux-mêmes courbes, concaves vers l'extérieur. Trois hypothèses peuvent être avancées au sujet de ces os, concernant leur place et leur rôle du vivant de l'animal. On peut d'abord penser qu'il s'agit d'ossifications des capsules otiques ou encore du sphénethmoïde, leur situation actuelle dans le spécimen A rappelant davantage celle du sphénethmoïde. Rappelons qu'en principe le sphénethmoïde est une ossification impaire (lorsqu'il est ossifié). En fait, l'étude de *Metoposaurus ouazzoui* nous a révélé des sphénethmoïdes pairs (p. 81). Nilsson, 1946, dans sa description de *Peltostega wimani* décrit un sphénethmoïde impair, écarté de sa position naturelle et reposant transversalement entre le toit crânien et le palais, ossifié en deux moitiés latérales. Les deux moitiés auraient été jointes du vivant de l'animal dorsalement et ventralement par du cartilage.

On pourrait aussi imaginer que ces os représentent des ossifications à la fois de la partie antérieure de la capsule otique et de la partie postérieure du sphénethmoïde. Voyons plus en détail les différentes possibilités en présence.

• *Première hypothèse :* chaque os représente une partie au moins des ossifications de la capsule otique homolatérale. Remarquons au préalable que les structures endocrâniennes d'*Almasaurus* sont un peu plus concentrées que celles des autres formes de Néorachitomes ou de Stéréospondyles décrites. Corrélativement l'expression en est la réduction d'importance du corps du ptérygoïde et la grande réduction de largeur, mais aussi de longueur, du parasphénoïde. Cette caractéristique est due aussi au développement vers l'avant des exoccipitaux. Étant donné cette concentration des structures arrière-crâniennes chez *Almasaurus*. On ne voit pas comment inclure dans le très petit intervalle existant entre le foramen du vague, devant le condyle occipital, et le processus basal de l'épiptérygoïde, un os qui est beaucoup plus grand, près de deux fois, que l'espace en question. La forme de l'os coïncide pourtant assez bien avec celle que décrit Säve-Söderbergh (1936, fig. 38, 39, 42) pour le prootique et l'opisthotique d'*Aphaneramma*, ossification bilobée également. L'opisthotique serait représenté par la tête postérieure de l'os, le prootique par sa tête antérieure. La fenêtre ovale se serait ouverte dans l'échancrure laissée par le corps rétréci de l'os (fig. 90 C). En réalité, rapporté à ce qui a été observé chez *Metoposaurus ouazzoui* (pp. 85 et suivante, fig. 25 C, 26) une telle disposition est incompréhensible. Par ailleurs le développement vers l'avant des trabecula parotica semble interdire une position très postérieure de cet os.

• *Deuxième hypothèse* (fig. 90 E) : il s'agit de deux ossifications latérales ou latéro-ventrales dépendant du sphénethmoïde. Elles auraient pu être ou bien totalement indépendantes des structures postérieures et sous-jacentes (épiptérygoïde et parasphénoïde) ou bien constituer la paroi latérale de la partie antérieure de l'endocrâne en fermant par leur partie postérieure l'intervalle qui existait entre l'extrémité interne de l'épiptérygoïde (sous le processus ascendant) et la face dorsale du parasphénoïde (pour mieux se représenter cette disposition par analogie se reporter aux figures 22, 23, 24, 25 A). Antérieurement et médialement elles se seraient alignées comme chez *Metoposaurus ouazzoui* sur les parties latérales du processus cultriforme, constituant une muraille ventro-latérale ou uniquement latérale, à la partie antérieure du neurocrâne (fig. 90 E).

Mais une telle disposition supposerait d'abord l'existence d'une similitude de l'épiptérygoïde de la forme ici décrite, épiptérygoïde absent de toute façon, avec ceux que nous connaissons chez d'autres formes (*Benthosuchus* et *Metoposaurus* par exemple). C'est une chose du reste vraisemblable. Mais surtout il faut admettre que la morphologie des ossicules sujets du problème n'est en rien comparable avec celle des très rares sphénethmoïdes connus chez les Stégocéphales terminaux. Ils ne sont visiblement pas faits pour cette fonction de paroi latérale de la partie antérieure de l'endocrâne.

• *Troisième hypothèse :* dans cette dernière hypothèse les ossicules étudiés seraient en fait les épiptérygoïdes que nous regrettions tant précédemment de ne pas avoir ! (fig., 90 D).

Aucune de ces trois hypothèses n'est convaincante et je ne vois pas quelle signification et quelle disposition donner avec assurance à ces os. Je laisserai donc en suspens la discussion sur ce point

Source : MNHN, Paris

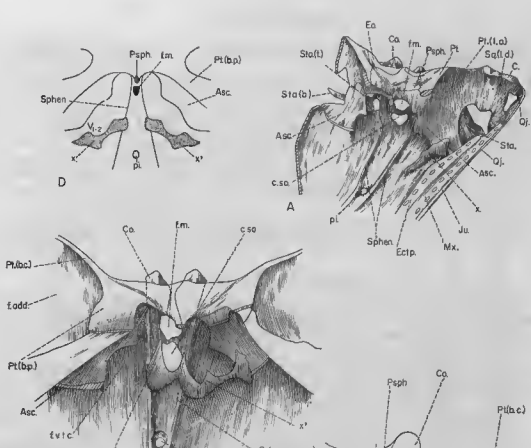


Fig. 90. — *Almasaurus habbazi*.

A. Vue de l'avant, un peu d'en haut et de l'extérieur, de la région endocrânienne du spécimen A orienté toit crânien en bas. La joue gauche, les branches palatines des ptérygoïdes, le processus cultriforme du parasphénoïde ont été reséqués. — B. Toujours avec le crâne A retourné vue antéro-ventrale du spécimen A après remontage des branches palatines des ptérygoïdes montrant les ossicules x et x' en place dans le crâne après dégagement. — C. Vue diagrammatique, selon la même orientation qu'en A, supposant en place l'ossicule x selon l'hypothèse n° 1 (cf. description de *Almasaurus habbazi*, p. 000). — D. Selon la même orientation qu'en B on suppose les deux ossicules x et x' disposés selon l'hypothèse 3 (il s'agirait des épiptérygoïdes). — E. En vue latéro-supérieure on suppose les deux ossicules x et x' disposés selon l'hypothèse 2 (il s'agirait des sphénethmoïdes).

Ab. — Asc. : complexe ascendant ; C. : carré ; C.so. : cartilage supra-occipital ; c.o. : condyle occipital ; co.T. : corne du tabulaire ; Ectp. : ectoptérygoïde ; Eo. : Exoccipital ; f.add. : fosse de l'adducteur ; f.m. : foramen magnum ; f.v.t.c. : face ventrale du toit crânien ; pi. : trou pinéal ; Pt.(l.a.) : lamelle ascendante du Ptérygoïde ; Psph. : Parasphénoïde ; Pt. : Ptérygoïde ; Pt.(b.c.) : branche carrée du Ptérygoïde ; Pt.(b.p.) : branche palatine du Ptérygoïde ; Qj. : Quadrato-jugal ; Sphén. : crête tectale d'insertion des sphénethmoïdes ; Sta.(h.) : tige du stapes ; Sta.(t.) : tête du stapes ; t.c. : toit crânien ; V_1-V_3 : orifice de sortie des nerfs correspondant.

Source : MNHN, Paris

et souhaiterai seulement qu'une dissection d'un arrière-crâne bien conservé nous donne accès un jour ces structures énigmatiques en place.

En ce qui concerne le prootique, nous avons vu précédemment (pp. 207-208) où il pouvait se placer. Cependant aucune ligne de suture observable ne permet d'affirmer qu'un fragment au moins du prootique se trouve bien sur le bord médial du complexe ascendant et au niveau du processus triangulaire évoqué. C'est seulement par analogie que l'on peut émettre cette hypothèse. De la même façon la capsule otique ne peut être décrite, ni l'opisthotique. On peut seulement voir, sur le crâne A, dans le creux de la fenêtre ptéroccipitale (espace crânio-carré de Säve-Söderbergh) des débris osseux plus ou moins encroûtés par de la gangue et situés sur le plancher constitué par le processus subotique de l'exoccipital. Cette situation laisse imaginer qu'il peut s'agir de débris de l'opisthotique, ou de restes de la capsule otique.

Sur le crâne E, sous le stapes (pl. LX C) on peut observer aussi des débris osseux qui sont ici, plus probablement, des restes de la paroi postérieure de la fosse de l'adducteur (lame ascendante).

III.3.5.5. — *Ossification dorsale de la boite crânienne* (fig. 91 ; pl. LXIII A, LXIV A).

Il semblerait qu'existât chez *Almasaurus* une ossification longitudinale médiane de la face ventrale du toit crânien qui se raccordait au sphènethmoïde ou en dépendait. Cette ossification se voit sur les quatre premiers spécimens et le dégagement partiel du fond de l'orbite gauche de la pièce E a permis de la retrouver aussi dans ce crâne.

— Dans le spécimen A, on peut suivre ces ossifications depuis l'extrémité antérieure des fenêtres palatines (interptérygoïdiennes) jusqu'en arrière du crâne où elles se poursuivent par les structures verticales des post-pariétaux (cf. ci-dessous et fig. 90 A).

— Dans le spécimen B, on ne peut en voir qu'une petite partie, antérieure au trou pariétal.

— Dans le spécimen C, et aussi le D, on les suit antérieurement au trou pariétal.

Il n'est pas possible de savoir si elles se poursuivent sous le palais antérieur. On peut néanmoins les voir pénétrer sous les vomers en décroissant de hauteur.

Il s'agit de deux volets osseux longitudinaux, sub-verticaux, se détachant du toit crânien et descendant vers le processus cultriforme du parasphénoïde. En avant ces deux lamelles ont leur base dorsale peu écartées l'une de l'autre. Il semblerait qu'elles s'écartent en entrant sous le vomer et qu'au contraire elles se rapprochent vers l'arrière des orbites. L'examen de C et D montre entre les deux lamelles un remplissage de gangue.

Environ à la moitié de la distance comprise entre l'extrémité antérieure des fenêtres palatines et le trou pariétal (arrière des orbites), ces lamelles commencent à s'écarter l'une de l'autre tandis que leur ossification s'épaissit au point de combler, en avant du trou pinéal, l'espace compris entre elles. Leur hauteur est maximum au moment où elles sont le plus près l'une de l'autre. Elles diminuent de hauteur lorsque l'on approche du trou pariétal qu'elles encadrent. Postérieurement elles s'écartent l'une de l'autre régulièrement, en s'éloignant du trou pariétal et diminuent alors de hauteur pour se réduire à l'état de petites crêtes avant le niveau du bord antérieure de la plaque basale du parasphénoïde. Elles redeviennent de nouveau insensiblement plus hautes pour venir s'appuyer en arc-boutant sur la face antéro-ventrale des processus supra-occipitaux des post-pariétaux. Depuis l'orifice pinéal jusqu'au processus parocipital, un net épaississement du toit crânien entre les deux crêtes correspond à l'effacement passager de ces dernières.

Les bords du trou pinéal ont une structure en demi-tore régulier qui semble indiquer que l'épiphyse était logée dans cet espace situé dans l'épaisseur même de l'os.

Les ossifications ventrales du toit crânien décrites plus haut forment deux murailles peu élevées et fines, de part et d'autre de l'aplomb du trou pariétal.

Il faut remarquer que du point de vue de la résistance mécanique du crâne, l'alignement des condyles occipitaux, des processus verticaux de l'exoccipital, des processus supraoccipitaux du post-pariétal et des structures longitudinales décrites ci-dessus constituent un longeron en caisson favorable à la rigidité du crâne et à la protection du neurocrâne, des hémisphères et des lobes olfactifs. Cette résistance mécanique était d'autant plus grande, du vivant de l'animal, lorsque ces structures étaient

Source : MNHN, Paris

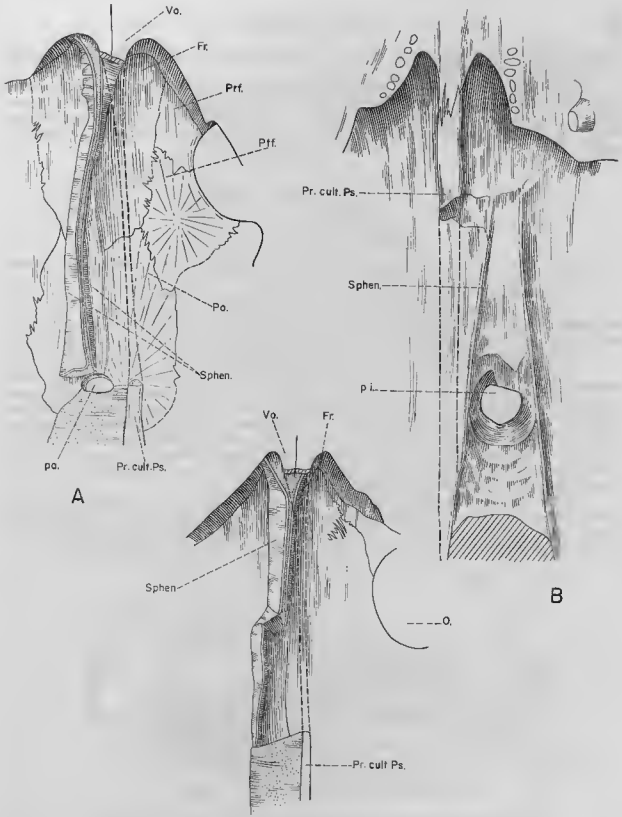


Fig. 91. — *Almasaurus habbazi*. Ossification de la face ventrale du toit crânien.

A. Spécimen C. — B. Spécimen A. — C. Spécimen D.

Ab. — **ch.** : choane ; **Fr.** : frontal ; O. : orbite ; Pas. : pariétal ; **pa.** : trou pariétal ; **Prf.** : préfrontal ; Ptf. : postfrontal ; **Pr.cult.Ps.** : processus cultriforme du parasphénoïde ; Sphèn. : sphénethmoïde ; Vo. : vomer.

Source : MNHN, Paris

reliées au parasphénoïde latéralement et longitudinalement par des murailles de cartilage ou d'os enchondral disparu après fossilisation.

Les ossifications que je viens de décrire étaient probablement reliées aux sphènethmoïdes même si elles n'en dépendaient pas. Elles ne sont pas affectées par les sutures osseuses du toit crânien et montrent au contraire des stries de radiations longitudinales, ce qui ne serait pas le cas s'il s'agissait de dépêndances des os du toit crânien. On tendrait donc plutôt à en faire des ossifications dorsales des sphènethmoïdes.

III.4. — Anatomie mandibulaire.

III.4.1. — *Préliminaires.*

La mâchoire inférieure de *Almasaurus* n'est pour le moment connue que par les pièces fossiles suivantes :

— L'hémimandibule gauche connectée au crâne E (fig. 80 ; pl. LXVI A).

— L'hémimandibule droite du crâne A qui était fossilisée à quelques centimètre du crâne. La glénoïde mandibulaire s'adapte parfaitement sur le bicondyle du carrré et l'occlusion se ferai correctement si une angulation malencontreuse due à la fossilisation ne la contrariait pas (pl. LXVIII A et B).

— L'hémimandibule gauche du crâne A que j'utiliserai peu pour cette description (cf. p. 183).

L'hémimandibule du crâne E a son extrémité postérieure cassée. Le fait aussi qu'elle soit en connexion avec le crâne (pl. LXVI A), et en occlusion, interdit l'étude de la fosse d'insertion de l'adducteur mandibulaire, de la cavité articulaire et du processus rétroarticulaire, d'autant plus que médialement un os long est venu se loger à la fois dans la fosse de l'adducteur et en travers de la partie postérieure de l'hémimandibule. A cause de l'occlusion toujours, la face interne de l'extrémité antérieure n'est pas accessible à l'observation sur ce crâne (fig. 92 ; pl. LXVI B). Par contre, excepté les réserves qui viennent d'être faites, la face externe comme la plus grande partie de la face interne de l'hémimandicule peuvent y être étudiées avec cet avantage que cet os n'a pas été déformé.

L'hémimandibule droite provenant du crâne A quant à elle est considérablement déformée ou détériorée, sauf dans la partie postérieure, celle justement qui intéresse la fosse du muscle adducteur, la cavité articulaire et le processus rétroarticulaire. Compensation sera donc faite pour cette partie. Seule la face interne de l'extrémité antérieure devra être un jour étudiée de façon plus précise.

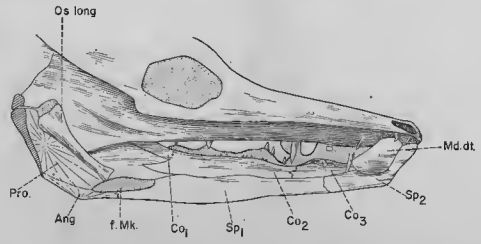


Fig. 92. — *Almasaurus habbasi.* Vue interne de l'hémimandibule gauche.
Spécimen E. Croquis d'après nature.
Ab. — Ang. : angulaire ; Co. : coronoïde ; f.Mk. : foramen de Meckel ; Md.dt. : mandibule droite ; Pra. : préarticulaire ; Sp. : splénial.

Source : MNHN, Paris

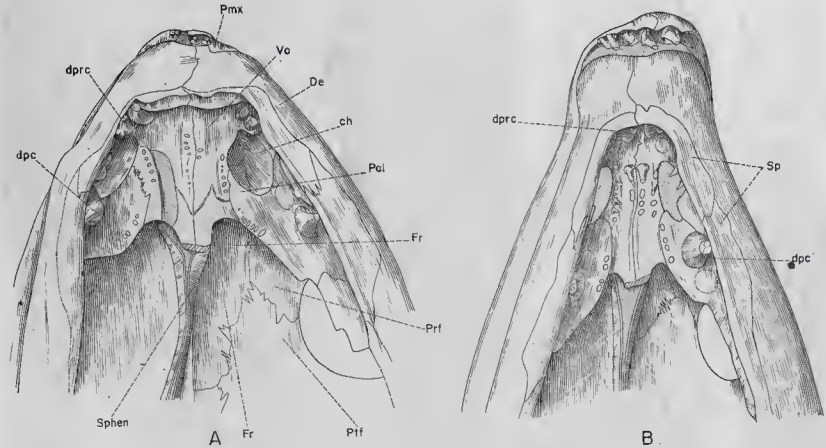


Fig. 93. — Vue palatine de deux spécimens de *Almasaurus habbazi*.

A. Spécimen C. — B. Spécimen D.
Ab. — De. : dentaire ; dpc. : dents post-choanales ; dprc. : dents préchoanales ; Fr. : frontal ; Pal. : palatin ; Pmx. : prémaxillaire ; Prf. : préfrontal ; Ptf. : postfrontal ; Sphén. : sphénethmoïde ; Vo. : vomer ; Sp. : spléniaux.

Source : MNHN, Paris

En règle générale les sutures sont peu discernables sur les deux spécimens, face externe comme face interne, en particulier la série des coronoïdes, sauf, partiellement, sur l'hémimandibule A. Les limites du coronoïde postérieur avec le préarticulaire et splénial postérieur sont peu sûrement observées. Nous considérons donc que cette description devra être ultérieurement vérifiée.

III.4.2. — *Face externe.*

On observe les os suivants :

— *Sus-angulaire*, sa partie inférieure est ornementée de stries longitudinales. Sa partie supérieure est libre de toute ornementation. Il va en s'amincissant vers le haut. Son bord dorsal tranchant dessine vers le haut une forte convexité davantage marquée que chez *Benthosuchus* (fig. 94 A). Cette lame est très légèrement extroversée dans sa partie dorsale. Du côté interne, elle est renflée selon un tore longitudinal. Elle est nettement plus haute que la lame du préarticulaire, de l'autre côté de la fenêtre de

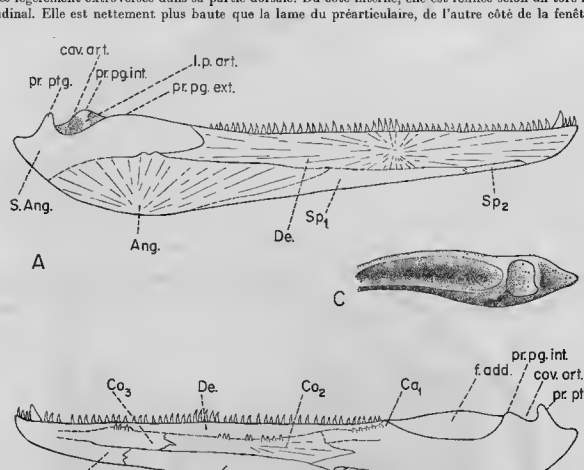


FIG. 94. — Reconstitution de l'hémimandibule droite de *Almasaurus habbazi*.

A. Face externe. — B. Face interne. — C. Face supérieur, très schématique.

Ab. — Ang. : angulaire ; cav. art. : cavité articulaire ; Co. : coronoïde ; De. : dentaire ; f.add. : fosse de l'adducteur ; f.Mk. : foramen de Meckel ; l.p.art. : lamelle préarticulaire ; Pra. : préarticulaire ; pr.pg.ext. : processus préglénoïdal externe ; pr.pg.int. : processus préglénoïdal interne ; pr.ptg. : processus postglénoïdal ; Sp. : splénial.

Source : MNHN, Paris

l'adducteur. Vu en coupe nous aurions à peu près le même schéma que celui proposé par Bystrov (1940, p. 43, fig. 28) mais le bord dorsal de la lame du sus-angulaire est plus tranchante que chez *Benthosuchus*. En occlusion la lame du sus-angulaire pénètre profondément dans la fenêtre de l'adducteur du crâne, coulissant le long de la partie inférieure de la paroi latérale du toit crânien (quadrato-jugal).

— *Angulaire*, les stries rayonnantes partant du centre de radiation, situé à son angle postéro-inférieur, sont bien visibles. Il se termine en biseau sur le bord inférieur de l'hémi-mandibule et sous l'orbite.

Un sillon sensoriel peut être observé à la limite angulaire-dentaire.

— *Dentaire*, il a l'importance de celui de *Benthosuchus* mais antérieurement, au niveau de la symphyse, il est peut-être un peu plus aplati.

— *Spléniaux*, il est difficile de dire s'il y a un ou deux spléniaux. L'étude de l'ornementation semble indiquer qu'existent deux plages contrastant légèrement par leur ornementation différemment organisée, une orientation des éléments de cette ornementation se distinguant sur la plage postérieure. La ligne de suture séparant ces os spléniaux n'a pas pu être localisée avec certitude. Les dents de la mâchoire inférieure sont relativement petites, recourbées vers l'arrière. L'observation du spécimen E semble montrer qu'existe une grosse dent au niveau de l'arrière de la narine. On note un groupe de dents un peu plus hautes au niveau de l'orbite.

III.4.3. — *Face interne.*

— Le *préarticulaire*, les *spléniaux*, *coronoïdes* et *dentaires* ont à peu près la répartition et l'importance qu'ils ont chez *Benthosuchus* (par exemple, *Benthosuchus madagascariensis*, cf. Lehman J.-P., 1961, pp. 27 et 28, fig. 11 et 12).

— L'*angulaire* se termine antérieurement au tiers postérieur de la fente meckelienne.

— Il y a deux *spléniaux*, dont on distingue mieux la suture qu'en vue externe. Le splénial postérieur porte un foramen dont l'extrême réduction ne permet pas de penser qu'il s'agit d'un foramen meckelien antérieur.

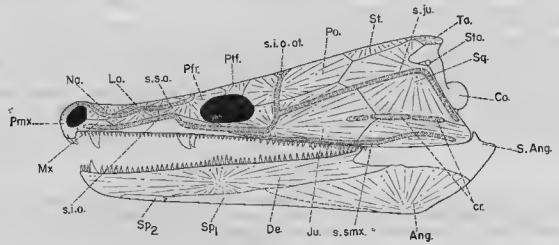


FIG. 95. — Reconstitution du crâne de *Almasaurus habbazi*. Vue latérale gauche.

Ab. — Ang. : angulaire ; Co : condyle occipital ; cr. : crypte ; De. : dentaire ; Sp. : splénial ; Ju. : jugal ; La. : lacrymal ; Mx. : maxillaire ; Na. : nasal ; Pmx. : prémaxillaire ; Pfr. : préfrontal ; Ptf. : postfrontal ; Po. : postorbitaire ; Qj. : quadrato-jugal ; S.Ang. : sus-angulaire ; s.i.o. : sillon infra-orbitaire ; s.i.o.(ot.) : partie otique du sillon infra-orbitaire ; s.ju. : sillon jugal ; Sp. : splénial ; Sq. : squamosal ; s.smx. : sillon supra-maxillaire ; s.s.o. : sillon supra-orbitraire ; St. : supra-temporal ; Sta. : stapes ; Ta. : tabulaire.

Source : MNHN, Paris

— Il semble bien que trois *coronoïdes* existent. Les deux coronoïdes postérieurs portent chacun un groupe de petites dents. Sur le coronoïde antérieur, un renflement de l'os se situe sous le groupe de petites dents.

— Le *dentaire* n'est pas accessible médialement à l'observation car il n'a pas été possible de le débarrasser de la gangue qui l'encroûte.

III.4.4. — *Face dorsale.*

Là encore nous retrouvons un schéma qui rappelle *Benthosuchus* (cf. Bystrov et Efremov, 1940, p. 40, fig. 26 B et ici : fig. 94 C). Cependant, chez *Almasaurus*, la fosse de l'adducteur est très étroite en avant puis va en s'élargissant vers l'arrière.

Cavité articulaire et processus rétroarticulaire ont sensiblement les même formes et proportions que chez *Benthosuchus* en vue supérieure.

En vue externe par contre le procesus post-glénoïdien est davantage marqué que chez *Benthosuchus* (fig. 94 A ; pl. LXVIII A) et en conséquence le bord dorsal du processus rétroarticulaire davantage enselié.

Sur le spécimen à ma disposition la fente meckélienne (cf. pp. 95-96) n'est pas apparente. Peut-être est-elle totalement ossifiée par l'articulaire.

Le détail de la cavité articulaire n'est pas accessible.

IV. — LE RACHIS

IV.1. — Préliminaires. Matériel.

Un rachis presque complet a été trouvé en association avec le crâne A c'est-à-dire à quelques centimètres de lui, avec d'autres os du squelette appendiculaire, le tout ayant été plâtré en un même ensemble (pl. LXIX).

L'extrémité caudale de cette colonne vertébrale est manquante mais un autre petit crâne permet l'observation des vertèbres postérieures du rachis.

Les vertèbres de cette colonne vertébrale sont étroitement connectées l'une à l'autre et seuls quelques éléments ont pu être isolés et préparés complètement en vue d'une étude anatomique précise. En avant du rachis, de plus, les vertèbres sont connectées aux côtes et reposent sur le plastron ventral de la ceinture scapulaire. Le dégagement est alors impossible (pl. LXIX D et LXX O).

Il y a peu de variations du type vertébral tout au long du rachis, au moins à l'échelle d'observation que nous autorise le matériel. Je ne distinguerai donc que deux types vertébraux : les vertèbres prépelviennes et les vertèbres post-pelviennes ou caudales.

IV.2. — Vertèbres prépelviennes.

La vertèbre type se compose de trois éléments : un hypocentre ou centre vertébral, un pleurocentre, un arc neural. Centre vertébral et pleurocentre alternent, l'arc neural s'appuyant sur le pleurocentre. Il existait un emballage de cartilage qui solidarisait ces différents éléments.

IV.2.1. — *Centre vertébral.*

Il a une forme générale en demi-cylindre (fig. 96 ; pl. LXX F, G, H, I, J). L'axe du cylindre était occupé in vivo, en bas par la notochorde, en haut par du cartilage. Je décrirai comme suit le centre vertébral : face ventrale, faces latérales, faces antérieure et postérieure, face dorsale.

Source : MNHN, Paris

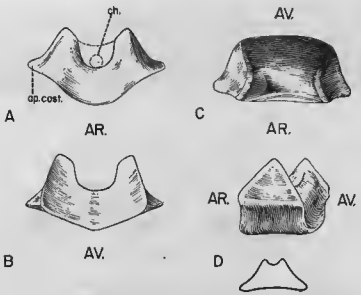


FIG. 96. — Centre vertébral (intercentre) de *Almasaurus habbazi*.

A. Vue postérieure. — B. Vue antérieure. — C. Vue supérieure. — D. Vue latérale droite et coupe longitudinale sagittale.

IV.2.1.1. — *Face ventrale* (pl. LXX I et J).

Transversalement elle dessine un V à pointe inférieure, la pointe du V étant davantage aiguë en avant qu'en arrière (fig. 96 A et B). Les branches du V sont un peu concave vers l'extérieur et le bas (fig. 96 D).

Sagittalement (voir coupe figuré en 96 D) cette face est légèrement concave.

IV.2.1.2. — *Faces latérales.*

Elles sont triangulaires, un peu pincées vers le baut. Leur centre est un peu déprimé (fig. 96 C et D ; pl. LXX H).

La jonction de l'une des faces latérales et de la face ventrale forme une crête. Cette crête en vue antérieure ou postérieure réalise une sorte d'aileron latéral de la vertèbre ou plutôt du centre vertébral. L'aileron est accentué dans la partie postérieure de la vertèbre par un processus dirigé vers l'extérieur et sur lequel venait sans doute s'articuler le capitulum de la côte (fig. 96 C ; pl. LXX G). Nous verrons plus loin qu'en fait il existe aussi un pleurocentre dont les cornes latérales se trouvaient in vivo à peu près à la bauteur du processus costal que je viens de décrire. On peut se demander si ce pleurocentre ne participait pas à la constitution de la facette articulaire costale.

IV.2.1.3. — *Faces antérieure et postérieure.*

Elles sont inclinées vers le centre de la vertèbre et sont légèrement déprimées de la périphérie vers le centre (fig. 96 C et D ; pl. LXX F et G). Elles se terminent en pointe au niveau de l'apex de la paroi latérale de la vertèbre.

IV.2.1.4. — *Face dorsale.*

Très étroite, presque réduite à un bord, elle est évidée par une vallée transversale (cf. coupe figurée en 96 D ainsi que 96 C).

Source : MNHN, Paris

IV.2.2. — *Pleurocentre.*

Impair, il forme l'arc dorsal du centre vertébral, coiffant l'axe notochordal virtuel sur le fossile. Il a une forme générale crescentique. Sa coupe selon l'axe sagittal est triangulaire à ses extrémités latérales, trapézoïdale vers le plan sagittal (fig. 97 ; pl. LXX D et E). On peut donc lui décrire quatre faces :

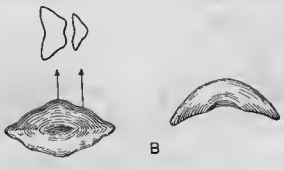


Fig. 97. — Pleurocentre de *Almasaurus habbazi*.
A. Vue de dessous avec deux coupes transversales. — B. Vue antérieure.

IV.2.2.1. — *Face dorsale.*

Elle est faite de deux versants dessinant une gouttière s'étendant entre les deux extrémités latérales en cornes.

IV.2.2.2. — *Faces antérieure et postérieure.*

Pincées vers le bas elles sont également légèrement déprimées de la périphérie vers le centre.

IV.2.2.3. — *Face ventrale.*

Elle se réduit à deux bords plus ou moins mousses latéralement. Vers l'axe sagittal elle forme une petite cuvette.

Chacune des faces va en se rétrécissant vers les extrémités.

IV.2.3. — *Arc neural.*

Il est formé de deux lames, coalescentes en haut et dont les faces externes s'écartent vers le bas et l'extérieur dans les deux-tiers inférieurs de l'os. Selon le plan sagittal les lames s'affrontent sur les deux tiers de leur hauteur (fig. 98).

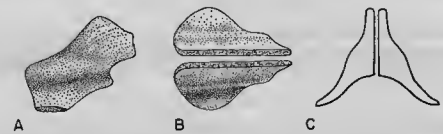
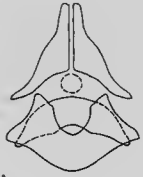


Fig. 98. — Arc neural de *Almasaurus habbazi*.
A. Vue latérale droite. — B. Vue de dessus. — C. Coupe frontale.

Source : MNHN, Paris

En vue externe (fig. 98 A et pl. LXX K) on peut leur distringuer deux parties dont la ligne de séparation serait horizontale et sensiblement à mi-hauteur de l'arc.

— Une lame à peu prés verticale, quadrilatère, dont les côtés antérieur et postérieur sont inclinés vers l'arrière. Le côté postérieur porte un processus qui s'appuie sur l'arc neural de la vertèbre suivante au niveau de la ligne de jonction des deux parties de l'arc neural. Le premier processus est la zygapophyse postérieure. Il s'appuie sur la zygapophyse antérieure de la vertèbre suivante (fig. 99 B ; pl. LXX K).



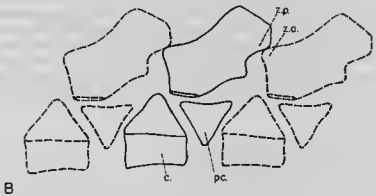


FIG. 99. — *Almasaurus habbazi.*
Mise en place schématique des éléments osseux de la vertèbre.
A. Vue antérieure. — B. Vue latérale gauche.

Le côté dorsal de cette lame est un peu incliné vers le bas d'avant en arrière. Il représente le sommet de l'apophyse épineuse.

— Une lame oblique de dedans et d'en haut vers le bas et l'extérieur, quadrilatère comme la précédente, à l'extrémité latérale de laquelle s'articulait le tuberculum de la côte. La partie moyenne de la face externe de l'arc neural, dans le sens de la hauteur, est convexe. Cette éminence a une direction antéro-postérieure.

IV.3. — Vertébres post-pelviennes.

Elles ont été observées sur du matériel à demi enchâssé dans sa gangue. On retrouve dans ce type vertébral l'intercentre, le pleurocentre mais non l'arc neural. Leur morphologie est à peu près

Source : MNHN, Paris

identique à celle des vertèbres prépelviennes. Cependant le pleurocentre est relativement plus important par rapport à l'intercentre que dans les vertèbres prépelviennes.

IV.4. — Conclusions.

La description qui précède est celle d'une vertèbre de type rachitome sans que le doute soit autorisé. Nous avons deux pièces demi-cylindriques ou crescentiques d'importance très voisines et disposées l'une derrière l'autre, l'arc neural reposant sur les deux.

Cette observation va à l'encontre de certaines idées admises en ce qui concerne la classification et la phylogénie des Stégocéphales et mérite donc discussion.

Il faut d'abord constater la grande ressemblance qui existe entre l'hypocentre de *Benthosuchus* et celui de *Almasaurus* (Bystrov et Efremov, 1940, fig. 39 D, E, F). Les arcs neuraux sont également très voisins. Cependant, la vertèbre est sensiblement plus longue chez *Almasaurus*.

La grande laxité des éléments vertébraux de jonction prouvée par la dissémination des ossicules dans la gangue et l'histoire de la découverte des pleurocentres chez *Metoposaurus*, par ailleurs la très grande similitude morphologique des hypocentres et arcs neuraux chez *Benthosuchus* et *Almasaurus*, ces arguments, amènent à s'interroger : *Benthosuchus* lui-même n'était-il pas un rachitome en bonne et due forme, pourvu de pleurocentres ossifiés comme *Almasaurus*, mais non conservés ou non retrouvés ?

Almasauras quant à lui est typiquement un rachitome du Trias supérieur. Le dire est presque faire preuve de volonté de paradoxe ou de contradiction.

Accessoirement on peut se demander également si la multiplicité d'ossicules reliés par des moyens fibro-cartilagineux n'assurait pas une souplesse plus grande du rachis à ces animaux.

Après l'étude du rachis de *Metoposaurus*, après celle du rachis d'*Almasaurus*, on mesure sans doute toute la relativité de ces notions : rachitomie, stéréospondylie, néorachitomie et l'on constate :

— que l'obtention de fossiles aussi complets que possible, et préparés avec minutie, fait facilement passer une espèce des stéréospondyles aux rachitomes ou aux néorachitomes. Somme toute : il paraît difficile de créer des catégories vertébrales bien distinctes sur des éléments osseux fait d'ossicules unis entre eux par des éléments fragiles, destructibles, d'autant que les spécimens recueillis sont souvent très fragmentaires.

— que le seul fait de rencontrer :

+ dans une même espèce des caractères crâniens « dits » stéréospondyles associés à des caractères vertébraux « dits » rachitomes ;

+ ou à un même stade géologique tardif pour le groupe (Trias supérieur) des formes vertébrales dites « archaïques » et des formes vertébrales « évoluées » (d'ailleurs moins que l'on ne le pensait), amène à dire que tous ces stades vertébraux « évolutifs » sont en réalité des notions subjectives, des tentatives de rationaliser l'évolution selon des schémas linéaires auxquels cette même évolution n'a probablement jamais obéi, utilisant au contraire bien souvent le chemin buissonier des possibilités d'adaptations fonctionnelles du matériel osseux à des situations de milieu tantôt différentes des situations précédentes, tantôt oscillantes. Ce fonctionnalisme de l'évolution n'exclut pas qu'au cours de l'évolution du groupe, et à une échelle plus grande n'ait pas en effet existé une « dérive « (non pas dans son sens génétique : voir à ce propos Ernst Mayr ; mais dans son sens de tendance) vers une certaine simplification du schéma vertébral sous forme d'une prédominance de l'un des éléments vertébraux de base : schéma stéréospondyle (hypocentre), schéma embolomère (intercentre).

Source : MNHN, Paris

V. — CÔTES

IV.1. — Côtes prépelviennes.

Plusieurs côtes sont représentées dans le matériel fossile accompagnant le spécimen A d'*Almasaurus*. Elles sont plaquées sur la face dorsale de l'interclavicule ou de la clavicule et sont également en connexion avec les vertèbres (pl. LXIX D, LXX O). Leur préparation serait impossible sans que soient sacrifiés les éléments osseux périphériques. Je ne peux donc donner ici que leurs grands caractères généraux.

Autant que l'on puisse en juger sans préparation suffisante elles sont de forme lamellaire dans leur moitié proximale, cylindrique dans leur moitié distale.

Elles ne sont pas affectées de courbures aussi nettes que les côtes de *Metoposaurus*.

V.2. — Côte transverse.

V.2.1. — *Généralités.*

Dans le même plâtre était présent un os que faute de possibilité d'attribution précise et pour ses caractères anatomiques principaux je rapproche d'une côte transverse gauche. Une autre hypothèse est qu'il n'appartient pas à un Stégocéphale et s'est fourvoyé parmi les restes d'*Almasaurus*.

Il s'agit d'un os long (fig. 100 ; pl. LXX N) dont l'une des extrémités est élargie en palette et l'autre marquée par un léger renflement. Son extrémité élargie présente deux facettes articulaires. Son autre extrémité une seule facette. Je lui distinguerai trois parties : une extrémité proximale, un corps, une extrémité distale.

L'ensemble de l'os est courbe dans un plan. Il n'est affecté d'aucune autre courbure importante (fig. 100).

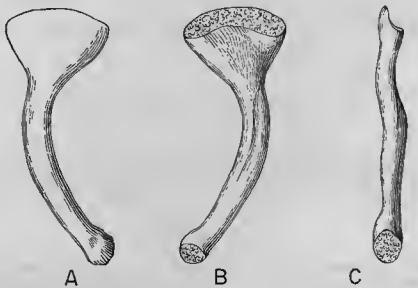


Fig. 100. — Côte transverse gauche. Identification et orientation très conjecturales.
A. Face dorsale. — B. Face ventrale. — C. Profil.

Source : MNHN, Paris

Pour cette description on peut le supposer dans un plan légèrement oblique, comme les côtes transverses des autres Stégocéphales : l'extrémité proximale s'articulant avec le rachis, en baut, en avant, en dedans ; l'extrémité distale s'articulant avec l'ilion : en bas, en arrière, en dehors.

V.2.2. — *Extrémité proximale.*

Triangulaire et équilatérale elle est aplatie dorso-ventralement. Le bord rachidien du triangle est un peu convexe vers le rachis. L'orientation est aussi conjecturale que l'identification.

V.2.2.1. — *Face dorsale* (fig. 100 A).

Elle déborde beaucoup par rapport à la face ventrale qu'elle surplombe sur une largeur allant jusqu'à 4 mm (fig. 100 C). Elle est lisse.

V.2.2.2. — *Face ventrale* (fig. 100 B).

Comme exposé plus baut elle marque un décrochement par rapport à la face dorsale (fig. 100 C). Triangulaire également elle est déprimée par une gouttière orientée selon l'axe de l'os, gouttière qui détermine sur le bord rachidien de l'os deux facettes d'articulation, l'une antérieure, l'autre postérieure.

Entre les deux faces, sur le bord rachidien de l'os, s'insérait une coque cartilagineuse différenciée en avant et en arrière en deux facettes articulaires, et étroite au milieu du bord rachidien.

Les bords antérieur et postérieur de l'extrémité proximale sont droits et mousses.

V.2.3. — *Corps de l'os.*

Il représente les deux tiers de la longueur de l'os. Il dessine une concavité vers l'arrière, concavité surtout accentuée dans la partie proximale du corps de l'os.

V.2.4. — *Extrémité distale.*

Elle est un peu renflée en bulbe. Sa face de section en arrière est différenciée en facette articulaire.

L'os mesure 3,5 cm de long selon la corde de sa courbe. Son extrémité proximale a une largeur maximum de 1,3 cm.

VI. — PLASTRON THORACIQUE VENTRAL.

La préparation des quelques pièces dont je disposais a été sommaire et s'est bornée à celle de la face ventrale de l'os. Cela est dû : à la grande minceur de ces pièces (en particulier sur leurs bords) et à la dureté très grande de la gangue dans ce gisement (le XI, rappelons-le).

VI.1. — Interclavicule.

Il en existe deux dans cette collection. L'une appartient au spécimen A d'*Almasaurus* (pl. LXIX D et LXX O). Ses contours sont peu nets mais par contre le type d'ornementation y est assez bien observable. L'autre appartenait probablement à un spécimen plus petit que A. Ses contours sont plus nets que sur la précédente mais le type d'ornementation s'y distingue mal (pl. LXVIII E).

Source : MNHN, Paris

VI.1.1. — *Type d'ornementation.*

Par rapport à celle qui a été figurée par Bystrov (1940, p. 59, fig. 42) on note qu'il y a peu de cupules et beaucoup de rainures radiées peu bifurquées.

VI.1.2. — *Morphologie* (fig. 101).

Elle est très proche de celle de *Benthosuchus*, peut-être un peu moins développée vers l'arrière, et également de celle des Stéréospondyles. La pointe antérieure de l'interclavicule est cependant ici très longue et rapidement étroite, parcourue tout du long par une crête qui provient de la plage ornementée (fig. 101 ; pl. LXVIII E).

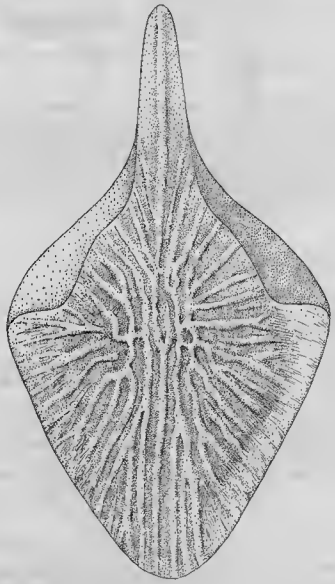


Fig. 101. — Reconstitution de la face ventrale de l'interclavicule de *Almasaurus habbazi*.

Source : MNHN, Paris

VI.2. — Clavicule.

Elle n'est représentée que par une moitié postérieure de clavicule (pl. LXX O) dont est cachée la face ventrale, exception faite du processus rétroclaviculaire, ainsi que par un petit fragment de l'autre clavicule (la droite). Les rainures et les crêtes radiales dominent dans l'ornementation. La forme de plaque basale devait être assez proche de celle de la clavicule de *Metoposaurus* (fig. 102).

Fig 102. — Reconstitution de la clavicule gauche de *Almasaurus habbazi*.
A. Face ventrale. — B. Vue latérale.

En ce qui concerne le processus rétroclaviculaire et son insertion il semble bien qu'il se soit situé morphologiquement entre les processus très étalé de *Benthosuchus* et le processus conique de *Metoposaurus*. Son insertion est très voisine de celle existant chez *Metoposaurus* mais on peut difficilement juger de celle de *Benthosuchus* la face interne (dorsale) de la clavicule n'ayant pas été figurée par Bystrov et Efremov (1940). On juge mal, sur leur dessin (fig. 45, p. 61), de l'extension de la lame basale d'insertion de la clavicule. Il ne peut être question ici de décrire de façon détaillée le processus et son insertion chez *Almasaurus* : la préparation du matériel ne le permet pas.

VII. — HUMÉRUS (fig. 103 ; pl. LXX A, B, C).

Nous ne possédons qu'un seul humérus de *Almasaurus*. Celui-ci est un gauche et appartenait probablement au spécimen A. Il a été en effet trouvé en association avec les autres restes décrits.

On retrouve sur cette pièce le plan tétraédrique et les unités morphologiques déjà décrites chez les Stégocéphales.

Ce spécimen est petit : 2,3 cm de longueur ; 1,3 cm de largeur maximum (extrémité distale).

Par sa morphologie générale il est plus proche de l'humérus de *Metoposaurus ouazzoui* que de celui de *Benthosuchus*.

Ses deux extrémités sont aplaties mais dans des plans perpendiculaires : l'extrémité proximale dans un plan vertical, l'extrémité distale dans un plan horizontal, d'où, là encore, une certaine apparence de torsion de l'os. L'extrémité distale est près de deux fois plus large que l'extrémité proximale ; elle est proportionnellement aplatie.

Je lui décrirai trois faces et trois hords, sans décrire séparément les extrémités et le corps de l'os.

VII.1. — Face postéro-supérieure (fig. 103 A ; pl. LXX C).

Elle a à peu de chose près la même forme que chez *Metoposaurus ouazzoui* mais la gouttière existant dans la partie proximale est ici à peine esquissée. Dans sa partie proximale c'est la face la plus étroite, presque réduite à un bord, comme chez *Metoposaurus ouazzoui* d'ailleurs.

Source : MNHN, Paris

VII.2. — Face antéro-supérieure (fig. 103 C ; pl. LXX A).

Dans sa moitié proximale elle est à peu près rectangulaire, plane, ne portant que quelques petites tubérosités.

Dans sa partie distale c'est la face la plus étroite. Elle est presque réduite à un bord. Cependant elle est déprimée par une gouttière longitudinale profonde.

La limite de ces deux parties est constituée par le processus distal de la lame delto-pectorale, lame qui s'infléchit distalement vers cette face.

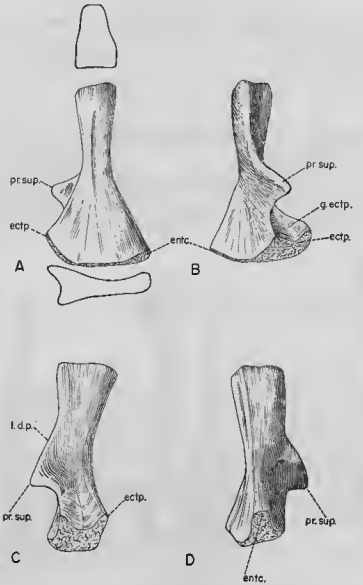


Fig. 103. — Humérus gauche de *Almasaurus habbazi*.

A. Face postéro-supérieure. — B. Face ventrale ou inférieure. — C. Face antéro-supérieure. — D. Bord postérieur et faces adjacentes.

Ab. — ectp. : ectoptérygoïde ; entc. : entoptérygoïde ; g.ectp. : gouttière ectépicondylienne ; l.d.p. : lame delto-pectorale ; pr.sup. : processus supinateur.

Source : MNHN, Paris

VII.3. — Face ventrale ou inférieure (fig. 103 B ; pl. LXX B).

C'est sur elle que se manifeste le plus la torsion de l'os. Dans sa moitié proximale elle est rectangulaire, plane, lisse, presque parallèle à la face antéro-supérieure.

Dans sa moitié distale elle est triangulaire, plane et également lisse. Les parties proximale et distale se situent en réalité dans des plans presque perpendiculaires l'un à l'autre.

VII.4. — Bord antéro-ventral.

Il sépare la face ventrale de la face antéro-supérieure. Large dans son tiers proximal il est aigu dans ses deux-tiers distaux où il forme d'abord (proximalement) la lame delto-pectorale, infléchie ai-je dit vers la face antéro-supérieure puis, distalement, le processus supinateur.

VII.5. — Bord dorsal.

Il est bien marqué sur tout son parcours. Il forme distalement l'ectépicondyle.

VII.6. — Bord postéro-ventral.

Comme chez *Metoposaurus* il est assez mousse dans sa partie proximale, plutôt tranchant dans sa parte distale.

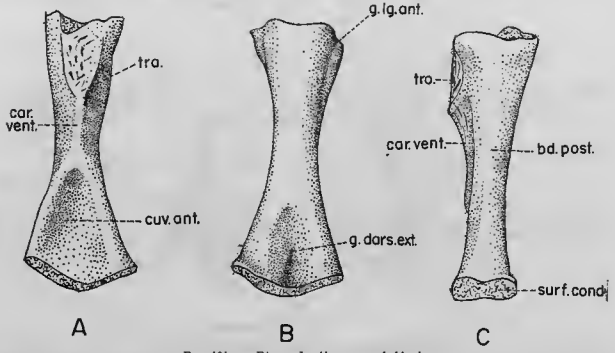


Fig. 104. — Fémur de *Almasaurus habbazi*.

A. Face ventrale. — B. Face dorsale. — C. Bord postérieur.

Ab. — bd.post. : bord postérieur ; car.vent. : carène ventrale ; cuv.ant. : cuvette antérieure ; g.lg.ant. : gouttière longitudinale antérieure ; g.dors.ext. : gouttière dorsale externe ; surf.cond. : surface condylienne ; tro. : trochanter.

Source : MNHN, Paris

VIII. — FÉMUR (fig. 104 ; pl. LXX L et M)

Un fémur droit s'est trouvé fossilisé en association avec les autres restes décrits. Sa morphologie est très proche de celle décrite plus haut chez *Metoposaurus*, même dans le détail de l'anatomie. Je ne développerai donc pas la description de cet os mais me bornerai à souligner de façon différentielle ses traits morphologiques particuliers.

L'importance relative des extrémités proximale, distale et du corps sont les mêmes que chez *Metoposaurus*. Par contre quelques petites différences méritent d'être notées :

— L'axe de l'os est rigoureusement droit (cf. fig. 104 C ; pl. XX M) alors qu'un infléchissement vers la face ventrale existait distalement chez *Metoposaurus* (fig. 67 C).

— Alors que l'extrémité proximale des fémurs de *Metoposaurus* était un peu aplatie dans un plan transversal, celle de *Almasaurus habbazi* l'est beaucoup moins, l'élargissement étant principalement dû à la partie postérieure de l'os.

— Le trochanter est de forme et de situation semblable à celui de *Metoposaurus ouazzoui*. Sur le spécimen dont je dispose il n'occupe pas tout le triangle proximal de la face ventrale mais seulement sa partie antérieure et distale.

La crête ventrale faisant suite distalement au trochanter est moins tranchante que chez *Metoposaurus ouazzoui* et se prolonge moins vers l'extérieur que chez ce dernier.

En conclusion, disons que si cet os avait été trouvé à proximité d'un crâne de *Metoposaurus ouazzoui* la tentation eût été forte de l'attribuer à cette espèce. Cependant un fémur de cette dimension chez *Metoposaurus* aurait sans doute appartenu à un individu très incomplètement ossifié et aurait été lui-même peu ossifié. Par ailleurs, chez *Metoposaurus*, les fémurs de jeunes individus sont aplatis d'avant en arrière dans leur extrémité proximale et dorso-ventralement dans leur extrémité distale, davantage du moins que chez *Almasaurus*. Enfin, la carène ventrale est toujours tranchante chez *Metoposaurus*.

IX. — FORMES DE STÉGOCÉPHALES VOISINES DE *ALMASAURUS HABBAZI*

IX.1. — Préliminaires.

Par les problèmes qu'il pose, *Almasaurus* fait penser à beaucoup d'égards au genre *Peltostega*. T. Nilsson (1946, p. 34) rappelle que *Peltostega*, érigé par Wiman (1916, pp. 200-216) en genre fut placé par Woodward (1932, p. 216) avec hésitation dans la famille des Métoposauridés et par Kuhn (1933, p. 75) dans les Trématosauridés. Säve-Söderbergh (1935, pp. 84-88) érigea *Peltostega* en une famille séparée associée aux Trématosauridés (Trematosauroidea). T. Nilsson (1946) incorpore une Superfamille Peltostegoideae parmi le Sous-ordre des Capitosauroidei. Romer (1947), ignorant l'étude de Nilsson, en fait de nouveau un Trématosauridé.

Même si des esprits chagrins en concluent aux tares irrémédiables d'une Systématique et d'une Taxonomie assises sur des bases quelque peu subjectives, cette vigoureuse émulation témoigne au moins des capacités inventives des paléontologues !

Cette situation systématique de *Peltostega* sans cesse controversée est sans doute due à l'aspect fragmentaire du matériel, mais aussi à une pluralité des affinités, en particulier avec les Trématosauridés et les Benthosuchidés.

Or, nous avons déjà constaté au cours de la description d'*Almasaurus* que ce genre présentait des affinités variées : Métoposauridés, Benthosuchidés, Trématosaures, et même avec d'autres genres moins proches. Selon la valeur que nous attribuons aux différents caractères reconnus, certaines affinités semblent diminuer d'importance ou au contraire croître en intérêt.

Source : MNHN, Paris

D'une façon générale, il me paraît utile que l'on essaie au moins de distinguer dans une semblable comparaison les caractères structuraux fondamentaux (tels par exemple les relations entre eux des différents éléments du plancher endocrânien ou la position relative des orbites) et les caractères moins liés sans doute à l'évolution générale du groupe, tels que la forme ou l'importance des os du toit crânien. Certes aucune logique ne peut présider au choix de ces caractères choisis le plus souvent de façon empirique. De plus de telles distinctions sont difficiles à établir car l'évolution ne se produit pas mécaniquement, en séquences de variations bien établies, et des convergences ou ressemblances multiples apparaissent à toutes ses étapes. On pourrait par exemple faire remarquer qu'un Microsaure tel que *Pantylus* (Romer, 1969) a des orbites et des narines aussi antérieures et latérales qu'*Almasaurus*. Ses maxillaires ont tendance à former crosse par-dessus la symphyse mandibulaire. Une autre ressemblance concernant le sillon jugal (qui se termine chez *Almasaurus* en suivant le bord postérieur du squamosal) peut être notée avec *Neldasaurus wrightae* Chase et *Greererpeton burkemorani* Romer, 1969. Chez ce dernier genre, le tracé postérieur du sillon est très semblable à celui connu chez *Almasaurus*. Ces faits ne paraissent pas avoir grande signification.

Nous avons vu en préliminaire de la description de *Almasaurus* que le niveau des « grès et argiles silteuses rouges » pouvait être placé dans le Trias supérieur par suite de l'existence dans ce niveau de Métoposauridés et de Thérapodes. Les Stégocéphales contemporains de *Almasaurus* dans les autre régions triasiques supérieures du monde sont principalement les Brachyopoidea et les Capitosauridés. C'est donc d'abord avec les Stégocéphales appartenant à ces groupes que la comparaison devra se faire, puis avec les Néorachitomes et les Trématosaures. Je soulignerai toutefois lorsqu'elles se présenteront les ressemblances éventuelles avec d'autres formes, même si elles sont stratigraphiquement éloignées. Je rappellerai au cours de cet essai de comparaison les caractères principaux des genres ou des groupes qui me paraissent proches de celui qu'il convient de définir. Les comparaisons seront décomposées dans la mesure du possible, analytiquement, en celles du toit crânien, du palais, de l'occiput et des structures endocrâniennes.

Avant d'aborder le détail de cet exposé, je rappellerai les caractères morphologiques fondamentaux du crâne de *Almasaurus habbazi* :

— Crâne à contours latéraux légèrement renflés dans ses deux tiers postérieurs, environ une fois et demie plus long que large, à museau étroit. Le crâne est relativement plat dans sa moitié antérieure. Le rapport de la longueur à la hauteur du crâne est de 4,5 en avant des orbites et de 3 au niveau des cornes des tabulaires.

— Les orbites sont petites, latérales et situées en avant de la ligne transversale moyenne du crâne. Le caractère marginal des orbites conditionne le reste des dispositions du toit crânien.

— Les narines sont terminales et séparées seulement par un pont osseux constitué par les prémaxillaires.

— Le museau est recourbé vers la symphyse mandibulaire et porte quatre grosses dents prémaxillaires recourbées vers l'arrière.

— Les échancrures otiques, tout en étant bien marquées par rapport à la ligne postérieure du crâne, ne sont pas profondes. *Almasaurus* peut être placé dans les formes brachygoniales (J. P. Lehman, 1967).

— Le plancher arrière-crânien, constitué par la plaque du parasphénoïde et les branches carrées du ptérygoïdes est voûté vers le bas (fig. 89), ce qui est une disposition que l'on retrouve chez les Capitosauridés.

— L'articulation mandibulaire est à peu près au niveau des condyles occipitaux. C'est là une disposition conforme à celle observée chez les formes de Stégocéphales récents.

Les positions relatives des orbites et des narines sont des caractères dignes d'attention dans la mesure où elles sont à la base de la répartition de beaucoup d'autres structures crâniennes et qu'elles conditionnent en grande part le tracé des os crâniens. C'est aussi le cas pour le trou pariétal.

La position très latérale des orbites chez *Almasaurus* le rapproche des Métoposauridés, de *Peltostega*, et de certains Trématosaures à museau court tels que *Lyrocephalus euri* ou *Trematosaurus brauni*. Par contre les Capitosaures, au sens strict, ont des orbites très postérieures, ce qui montre du reste toute la relativité de ce caractère puisqu'il est indubitable que des affinités majeures existent entre Benthosuchidés et Capitosauridés.

Source : MNHN, Paris

La position tout à fait terminale des narines chez *Almasaurus*, le fait qu'elles soient presque jointives, ne se retrouvent chez aucun autre genre, de même que l'étroitesse du museau et sa forme légèrement en crosse rappelant celle de certains Reptiles aquatiques longirostres très prédateurs tels que les Phytosaures.

La profondeur des échancrures otiques est difficilement comparable avec celle des échancrures des autres formes voisines. Il faudrait, pour une semblable comparaison, que l'on convienne de directions et de repères précis pour l'appréciation de ses dimensions relatives. Dans cet esprit comparatif je précise que leur longueur mesurée perpendiculairement à leur bord antéro-médial (fig. 82), est à peu près celle du tabulaire. Les échancrures sont généralement bien marquées chez les Capitosauridés et la plupart des Benthosuchidés, plus ou moins effacées chez les Métoposauridés et les Brachyopidés. Elles semblent de dimension moyenne, par rapport à ces groupes, chez *Almasaurus*. Mais ce qu'il importe de remarquer chez *Almasaurus habbazi*, c'est la forme quadrangulaire de l'échancrure et la rupture brutale de la ligne postérieure du crâne qu'elles entraînent, comme s'il s'agissait d'une encoche dans une ligne continue (fig. 82 ; pl. LX A).

Je passerai maintenant à la comparaison proprement dite, élément du crâne par élément.

IX.2. — Toit crânien.

IX.2.1. — *Préliminaires.*

Nous porterons ci-dessous notre attention sur le plan des os dermiques du toit crânien et sur celui des sillons sensoriels.

Au cours de cet essai de comparaison, nous tiendrons compte des Rhinésuchidés en tant que groupe d'origine probable des Stéréospondyles triasiques, bien que ces grands caractères structuraux soient éloignés de ceux d'*Almasaurus*.

L'étude des sillons sensoriels nous a déjà conduit à deux ordres de rapprochement : la flexure en S du sillon infra-orbitaire se retrouve chez les Benthosuchidés et les Trématosaures ; le sillon jugal longeant le bord postérieur du squamosal existe partiellement chez *Peltostega*. En ce qui concerne ce même caractère, j'ai précédemment souligné la ressemblance existant avec des formes beaucoup plus lointaines comme *Neldasaurus* et *Greererpeton*. *Almasaurus* a relativement peu de point commun avec les Métoposaures en ce qui concerne le système des sillons sensoriels, si ce n'est un certain effacement du sillon supra-orbitaire postéro-médialement à l'œil.

IX.2.2. — *Éléments comparatifs.*

L'organisation du toit crânien est la suivante dans les autres groupes comparables à *Almasaurus*.

• *Uranocentrodon* présente un type d'organisation crânienne éryopside, avec des joues très larges, la plage inter-orbitaire étroite, et la partie anté-orbitaire longue, avec un grand lacrymal ne touchant pas l'orbite. Le préfrontal est en contact avec le post-frontal écartant ainsi le frontal de l'orbite. Chez *Uranocentrodon*, les yeux sont encore très postérieurs. Par contre, chez *Lydekkerina* ils ont progressé vers l'avant.

• *Benthosuchidés*. — On retrouve chez les Benthosuchidés une structure du toit crânien de type *Uranocentrodon* avec réduction d'importance des joues et allongement du crâne, surtout dans la région anté-orbitaire. Le lacrymal est encore important mais ne touche ni l'orbite, ni la narine. Le préfrontal touche le post-frontal. Le trou pariétal est au milieu du pariétal ou plus en arrière.

• *Trématosaures*. — Là encore on ne trouve guère de changements dans le plan des os dermiques. Les sillons sensoriels sont très développés, larges, et le sillon jugal a tendance à se partager en trois au niveau du centre de radiation du jugal (*Trematosaurus*). L'os lacrymal est grand, ne touche plus la narine et, le plus souvent, ne participe plus au bord de l'orbite. Le trou pariétal se situe dans la moitié postérieure du pariétal.

Source : MNHN, Paris

• *Métoposaures.* — Le plan osseux acquis depuis les Rachtitomes terminaux demeure mais la position très antérieure des orbites a entraîné un remaniement profond du crâne. La participation du lacrymal à la formation du bord de l'orbite demeure contestée. L'extension du système sensoriel y est très variable. Les sillons sont larges mais en général peu profonds et réduits en extension. Le trou pariétal se trouve dans la moitié postérieure du pariétal. Yeux assez latéraux.

• *Brachyopidés.* — La structure du toit crânien demeure celle d'un Métoposauridé avec un élargissement considérable. Les yeux sont moins latéraux. L'ensemble des caractères crâniens paraît engagé dans une direction assez marginale par rapport aux groupes précédents. Les quelques caractères fondamentaux tels que les relations du ptérygoïde avec le squamosal existent chez les Métoposauridés. D'autres, tels que l'élargissement considérable des os postérieurs du palais ne font que traduire une disposition métoposauridée en l'exagérant.

• *Peltostega.* — Il est regrettable que ce genre ne soit connu que par la région post-orbitaire du crâne. On ne peut pas juger valablement, de ce fait, de la position relative des orbites dans la dimension longitudinale du crâne, mais on peut constater qu'elles sont très latérales. Le profil crânien est voisin de celui d'*Almasaurus*, ce qui est déjà constaté pour certains Trématosaures tels que *Lyrocephalus* ou de certains Benthosuchidés. Autant que l'on puisse en juger, hypothétiquement, en examinant le profil de la partie postérieure du crâne chez *Peltostega*, l'avant du crâne devait être assez plat, comme chez *Almasaurus*. On note chez *Peltostega* un arrondissement des post-frontaux, supra-temporaux et post-orbitaires que l'on retrouve chez *Almasaurus*. Mais on peut se demander, tout en notant ces traits communs, si l'importance relative des différents os du toit crânien, leur variation de forme, présentent un réel intérêt comparatif. Il existe une assez grande variabilité dans une même espèce, ce que rappelle J. P. Lehman (1961). Mais ce domaine de variabilité a ses limites déjà fixées par l'architecture générale du crâne. Les relations des os du toit crânien étant données, il me semble que les autres caractères métriques des os ont surtout une valeur indicative, dans un but d'orientation systématique, et surtout dans le cas de découvertes parcellaires.

T. Nilsson (1946), dans son étude de *Peltostega*, note chez ce genre l'absence de zone post-orbitaire transverse de croissance, caractéristique des Trématosaures. Il est également remarquable chez *Almasaurus* qu'aucune zone de croissance ne soit bien individualisée. On note tout au plus (fig. 81) quelques plages où l'ornementation a tendance à s'étirer où à s'aligner : partie antérieure des pariétaux, partie postérieure des frontaux, partie postérieure des nasaux et moitié antérieure des squamosaux. Nous avons déjà eu l'occasion de voir, en étudiant le type d'ornementation de *Almasaurus* qu'il s'agissait, comme chez *Peltostega* de cupules hexagonales, et qu'il n'y avait pas, au cours de la croissance, transformation de l'ornementation en longues rainures rayonnantes. Sur l'exemplaire A, le plus petit, même en tenant compte du chevauchement de certains os qui nous cache une partie appréciable de ces os, le nombre de cupules hexagonales est beaucoup plus faible que sur les spécimens plus grands tels que B.

• *Neldasaurus whightae* Chase. J'ai déjà cité ce genre rachitome du Permien inférieur texan. Je rappelle les convergences observées avec *Almasaurus* : le profil du crâne est très voisin chez les deux genres. Les yeux sont latéraux, les narines antérieures, le sillon jugal a le même tracé que chez *Almasaurus* et tend à redescendre vers le quadrato-jugal en longeant le bord postérieur du squamosal.

IX.2.3. — *Conclusions et éléments de diagnose.*

Après avoir revu brièvement ces caractères du toit crânien qui montrent chez d'autres groupes de Stégocéphales des affinités avec *Almasaurus*, nous pouvons émettre quelques remarques concernant ce dernier.

1) La forme générale du crâne, si l'on ne tient pas compte de la position plus antérieure des orbites chez *Almasaurus*, est une forme rappelant les Benthosuchidés ou certains Trématosaures à museau court. Le museau étroit de *Almasaurus* lui est cependant particulier. Si l'on veut le distinguer davantage, remarquons que la moitié antérieure du crâne est plus aplatie. Du fait de l'aplatissement de la moitié antérieure du crâne, les orbites sont entièrement visibles en vue dorsale, bien qu'elles soient

Source : MNHN, Paris

très latérales. Cet aplatissement accompagné d'orbites très latérales est aussi un caractère rencontré chez les Métoposauridés. Il faut noter que l'on trouve des orbites latérales chez les Trématosaures : *Stoschiosaurus* et *Lyrocephalus* par exemple. Mais il n'en demeure pas moins que la position antérieure et latérale des orbites, les narines terminales, la faible profondeur des échancrures otiques, sont d'importants traits de similitudes morphologiques avec les Métoposauridés. Sans émettre pour le moment de conclusion sur ce point, on peut toutefois remarquer la contemporanéité d'*Almasaurus* avec cette famille, alors que les autres formes que nous lui avons comparées étaient plus anciennes.

2) Au même titre que chez les autres genres triasiques de Stégocéphales, on note une parenté de structure du toit crânien avec le groupe des Rhinésuchidés. Du fait de la position des orbites, intermédiaire entre celle observée le plus fréquemment chez les Benthosuchidés et celle observée chez les Métoposauridés, le toit crânien présente parfois des disposition intermédiaires lorsqu'il s'agit de l'importance relative ou même de la forme des os dermiques. La série médiane des os dermiques (nasaux, frontaux; pariétaux, post-pariétaux) et la série de bordure de l'arrière-crâne (tabulaires, squamosaux et quadrato-jugaux) ont des caractères très voisins chez *Almasaurus* et *Metoposaurus* si l'on excepte la position moyenne du trou pariétal chez *Metoposaurus* : frontal et pariétal sont sensiblement plus larges en avant qu'en arrière, l'écaille squamosale n'est pas très allongée, etc... Par contre les post-orbitaire, supra-temporal, post-frontal sont très voisins des mêmes os chez *Peltostega* ou chez certains Benthosuchidés.

3) Comme chez *Peltostega*, on ne note aucune zone très marquée d'accroissement. Nous avons déjà discuté cette question.

4) Les particularités du système des sillons sensoriels ont déjà été étudiées. Nous avons vu les différentes affinités de ce système : la flexure anté-orbitaire du sillon sous-orbitaire se retrouve chez les Benthosuchidés et les Capitosauridés. *Almasaurus* a en commun avec les Trématosaures une tendance à multiplication des sillons à l'arrière du crâne. On ne peut probablement pas rapprocher de ce que l'on observe chez d'autres formes la tendance à l'effacement du sillon supra-orbitaire. Ce sillon est très variable en importance dans toutes les familles. Le tracé postérieur du sillon jugal semble une particularité que l'on retrouve à titre de convergence chez de nombreuses autres formes, de façon plus ou moins franche *Peltostega*, *Neldasaurus*, ou même *Greererpeton*.

5) Il existe enfin quelques caractères que l'on peut considérer comme propre à *Almasaurus* : la morphologie du museau, le développement des sillons sensoriels dans la partie postéro-latérale du crâne (squamosal et quadrato-jugal), la forme quadrangulaire de l'échancure otique.

En conséquence de ces remarques, je propose les éléments de diagnose générique suivants pour le toit crânien de *Almasaurus*. Je laisserai volontairement exclue toute référence précise à la forme ou à l'importance des os dermiques du toit crânien.

Éléments de diagnose du toit crânien :

1) Crâne triangulaire aplati dans sa moitié antérieure, légèrement bombé latéralement au niveau des joues dans sa moitié postérieure.

2) Museau étroit légèrement relevé au niveau des narines et recourbé en crosse par-dessus la mandibule au niveau des pré-maxillaires.

3) Orbites de forme trapézoïdale complètement latérales et situées juste en avant de la ligne transversale moyenne du crâne.

4) Échancrure otique de profondeur comparable à la dimension antéro-postérieure des tabulaires. Cornes des tabulaires peu marquées.

5) Trou pariétal très légèrement déporté vers l'arrière des pariétaux.

6) Le préfrontal et le postfrontal ont une suture commune et séparent le frontal de l'orbite. Le lacrymal ne touche ni l'orbite ni la narine. Le nasal n'a pas de contact avec le préfrontal.

7) On note seulement quelques plages de croissance montrant des alignements de cupules d'ornementation mais aucune rainure.

Source : MNHN, Paris

IX.3. — Face palatine.

IX.3.1. — *Éléments comparatifs.*

Nous passerons brièvement en revue les caractères généraux du palais des groupes voisins de *Almasaurus*.

• *Rhinesuchus*, *Uranocentrodon*. — Le palais, tout en conservant un schéma éryopsidé montre des aménagements que l'on retrouvera chez les Stéréospondyles triasiques. Les fenêtres palatines (interptérygoïdiennes) se sont agrandies et le palais antérieur s'est au contraire raccourci. Le plan général des rangées de dents vomériennes et palatines est celui rencontré chez les Stéréospondyles. Les ouvertures rostrales sont jointives. Les occipitaux ne sont pas visibles ventralement mais un hasiooccipital l'est chez *Lydekkerina*. On note chez *Rhinesuchus* une certaine étroitesse du processus cultriforme du parasphénoïde. Quant à la disposition des différentes rangées dentaires elle est à peu près similaire à celle rencontrée chez les Métoposauridés.

• *Benthosuchidés*. — Le palais conserve la même structure. L'ouverture du palais antérieur, d'abord impaire, à tendance à se partager chez certains genres. Les exoccipitaux ne sont pas visibles ventralement mais la suture parasphénoïde-ptérygoïde est grande. Un caractère apparaît : les vomers portent deux rangées de dents convergeant en V vers l'arrière du palais. Ces lignes de dents partent des crocs vomériens. Le rameau carré du ptérygoïde est haut, et porte comme chez les Rachitomes primitifs une exoavation tympanique profonde. L'épiptérygoïde ne touche pas la boîte crânienne et n'entre pas dans la région de l'articulation basale qui est entièrement portée par le ptérygoïde : un récessus conoïdeus recevait le processus cartilagineux basiptérygoïdien du basisphénoïde. On retrouve cette exclusion de l'épiptérygoïde de l'articulation basale chez les Capitosaures, mais pas chez les Trématosaures ou les Métoposaures. Le processus cultriforme du parasphénoïde est quelque peu aplati. Dans la boîte crânienne sensu stricto trois ossifications demeurent : exoccipital, prootique vestigial et sphènethmoïde. Le prootique n'a été observé, selon Romer (1947) que dans un grand spécimen de *Benthosuchus*.

• *Capitosaures*. — Les caractères importants à noter sont l'élargissement du processus cultriforme du parasphénoïde, la grande différence entre le rameau palatin du palato-carré qui est très large et le rameau carré court et étroit, l'absence de sutures ventralement visibles entre exoccipital et parasphénoïde. Quant à la partie antérieure du palais, elle ne montre pas de rangée dentaire en V. L'ouverture antérieure est impaire.

• *Trématosaures*. — Le processus cultriforme du parasphénoïde est étroit et assez haut. On ne voit pas, ventralement, de connexion entre exoccipitaux et ptérygoïdes. Le parasphénoïde s'étend d'ailleurs très en arrière, au point de recouvrir ventralement une partie des condyles occipitaux. La branche palatine du ptérygoïde est large. La branche carrée, par contre, est courte et étroite.

• *Métoposauridés*. — Le processus cultriforme du parasphénoïde y est très large, plat et non carêné. Les exoccipitaux sont en contact, ventralement, avec les ptérygoïdes par une puissante articulation. Le rameau palatin du ptérygoïde va en s'élargissant vers son extrémité distale. Il est un peu pincé à son extrémité proximale. La courbe, un peu renflée au milieu, dérivant dans son ensemble une concavité formée par le bord postérieur du rameau palatin du ptérygoïde et par le bord postérieur de l'ectoptérygoïde, est à peu près la même chez *Almasaurus*, les Trématosaures (*Platistega*) mais aussi chez les Capitosauridés et les Rhinesuchidés. Ce caractère est très accusé chez les Eryopsidés. Ce n'est donc pas un signe distinctif auquel il faut attacher une grande importance. L'ensemble des traits géométriques du rameau palatin est, par comparaison, massif chez les Métoposautidés, fin chez *Almasaurus*.

La disposition des dents vomériennes des Métoposauridés est de type archaïque rachitome, transversal. Les ouvertures palatines antérieures sont séparées.

Source : MNHN, Paris

IX.3.2. — *Discussion.*

Il est toujours difficile d'établir une hiérarchie de caractères pouvant rendre compte de l'évolution d'un groupe, du moins lorsqu'il ne s'agit pas de grands traits structuraux tels que l'articulation basale du crâne. Des caractères tels que la disposition en V des dents vomériennes ne peuvent avoir une incidence que sur la systématique pratique sans que nous puissions en tirer des conclusions phylogénétiques. Il en est de même par exemple de la prolongation squamosale du sillon jugal. La disposition des dents « post-fenestrales » des vomers selon un V à pointe postérieure n'apparaît que chez les formes à museau étroit. Chez *Almasaurus*, par suite de la migration en avant des fenêtres palatines antérieures et du recul des rangées de dents vomériennes, fenêtres antérieures et dents vomériennes, se trouvent très éloignées l'une de l'autre et ce n'est que par homologie que l'on peut les désigner comme dents post-fenestrales. Elles demeurent cependant alignées sur les grosses dents précboanales. Ce V est un caractère qui est considéré comme typiquement benthosuchidé. J'irai ici à l'encontre de cette façon de voir puisque d'autres caractères qui me paraissent plus fondamentaux m'amèneront à ne pas ranger *Almasaurus* parmi les Benthosuchidés. Si l'on excepte ce rapprochement avec les Benthosuchidés, la partie antérieure du palais de *Almasaurus* présente essentiellement des traits qui lui sont particuliers : l'écartement des ouvertures rostrales (palatines antérieures) et leur grande dimension. Cette disposition est en accord avec ce que l'on observe aussi bien chez les Métoposauridés que chez les Trématosaures mais les fenêtres sont ici plus marginales que chez aucun autre genre. En effet, elles ne sont plus bordées extérieurement que par une étroite travée osseuse portant des dents et constituée par le maxillaire. Leur grandeur relative, presqu'égale à celle de la choane, est exceptionnelle.

Même si on ne peut pas lui attribuer la valeur d'un caractère de distinction générique, il faut citer également l'existence de très petits prémaxillaires portant chacun deux dents assez grosses.

Il n'est sans doute pas possible de faire intervenir dans cette discussion la présence, trop hypothétique, des foramens médians susceptibles d'ouvrir sur un canal intervomérien et d'être en relation avec une glande intermaxillaire. Nous avons vu que ces foramens n'ont été observés que sur le spécimen A (cf. p. 196).

Un autre fait qui rapproche *Almasaurus* des Métoposauridés est qu'en vue ventrale, les orbites se projettent dans la moitié antérieure des fenêtres palatines (fig. 84).

En ce qui concerne les relations du ptérygoïde avec les exoccipitaux, c'est là en fait le problème de l'articulation basale, *Almasaurus* présente, ventralement, une disposition qui est celle des Métoposauridés. La différence réside seulement dans la longueur moindre, chez *Almasaurus*, de la plaque basale du parasphénoïde et aussi du corps du ptérygoïde. L'importance relative des sutures de l'exoccipital avec le parasphénoïde et le ptérygoïde est similaire chez *Metoposaurus* et *Almasaurus*.

Par contre le processus cultriforme étroit du parasphénoïde ne se retrouve que chez les Trématosaures et les Rhinesuchidés. En plus, le processus a peu d'épaisseur chez la forme marocaine. Il existe aussi chez *Almasaurus* un carénage très marqué de la face ventrale de la moitié proximale du processus cultriforme. En réalité on suit, atténuée, cette carène loin en avant, jusqu'au niveau de l'orbite. La suture des vomers et du processus est située en arrière de l'extrémité antérieure des fenêtres palatines (interptérygoïdiennes). Cela distingue *Almasaurus* de *Metoposaurus*.

Une comparaison complète avec *Peltostega* aurait été souhaitable car rien ne dit que ce dernier genre ne présenterait pas des affinités avec les Benthosuchidés par la partie antérieure du palais. Ce qui est connu du palais de *Peltostega* ne présente pas d'intérêt ici puisqu'il est essentiellement néorachitome dans sa partie postérieure.

Comme nous venons de le voir, si l'on fait abstraction de la disposition en V des dents postfenestrales des vomers, c'est avec les Métoposauridés que l'on constate les ressemblances les plus importantes. Il faut noter aussi celle du processus cultriforme avec les Trématosaures. A côté de cela, se manifeste toute une série de particularités, surtout dans la partie antérieure du palais. L'une, sur laquelle je suis trop vite passé, est la forme des fenêtres palatines (cf. p. 186, fig. 84).

Source : MNHN, Paris

IX.3.3. — *Éléments de diagnose.*

Je n'introduirai pas, pour des raisons déjà données, la présence de foramens médians dans les éléments de diagnose que je propose pour le palais.

Eléments de diagnose du palais :

1) Museau très étroit. Prémaxillaires portant chacun deux grosses dents.

2) Ouvertures rostrales (palatines antérieures) présentes et paires, de grande dimension et latérales.

3) Choanes très latérales et de grande dimension.

4) Ouvertures palatines (intertérygoïdiennes) grandes, se rétrécissant brutalement à l'avant et à l'arrière.

5) Une paire de crocs vomériens, une aire de crocs palatins.

6) Rangées médianes de petites dents vomériennes en V à pointe arrière.

7) Processus cultriforme du parasphénoïde étroit.

8) Plaque du paraphénoïde hexagonale, très courte et étroit.

9) Corps du ptérygoïde étroit et court par rapport à ses branches (cf. p. 199).

10) Exoccipitaux étalées ventralement, ayant chacun une suture antéro-médiale avec le parasphénoïde et une suture antéro-latérale avec le ptérygoïde.

IX.4. — Arrière et endocrâne.

IX.4.1. — *Éléments comparatifs.*

Certains caractères communs à l'endocrâne ou à l'arrière-crâne des groupes voisins de Stégocéphales triasiques se retrouvent chez *Almasaurus*. Ils témoignent d'un stade d'évolution analogue et ne peuvent pas entrer en ligne de compte pour une comparaison : l'occiput est déprimé dans son ensemble. Le basioccipital est réduit ou chondrifié et ne participe pas à la formation des condyles. La trabecula parotica est bien développée. Nous verrons ci-après les traits particuliers de chaque groupe impliqué dans cette comparaison.

• *Capitosauridés.* — L'occiput a les traits essentiels des Néorachitomes mais il est plus large et plat. Boîte crânienne très incomplètement ossifiée bien que certains des individus présentent des traces de sphénethmoïde, basiphénoïde, prootique, basioccipital. Les exoccipitaux, très développés, s'articulent avec le parasphénoïde et avec la surface dorsale du ptérygoïde (cette union n'est pas visible superficiellement). L'épiptérygoïde est très étalé. Chez *Kestrosaurus* et *Cyclotosaurus*, le ptérygoïde porte, comme chez les Néorachitomes, un grand alvéole pour le processus non ossifié du hasisphénoïde (recessus conoideus). En vue postérieure, le profil des joues est convexe ou presque droit mais très incliné par rapport au toit crânien. La fenêtre post-temporale est grande, triangulaire et son bord supérieur est généralement parallèle à celui du toit crânien. La lame ascendante du ptérygoïde est haute et pourvue chez certaines formes d'une crista obliqua droite et haute. Lamina ascendens du ptérygoïde en contact avec lamina descendens du squamosal sur une assez grande largeur. Foramen paraquadratum de taille normale situé entièrement dans le quadratojugal.

• *Benthosuchidés.* — La forme générale de l'occiput est celle observée chez les Capitosauridés avec, toutefois le corps central compris entre les condyles occipitaux et les cornes des tabulaires, plus haut et plus étroit relativement aux joues, ce qui se rapproche de la disposition d'*Almasaurus*. La fenêtre post-temporale s'étend latéralement presque jusqu'à la pointe postéro-externe des tahulaires, ce qui est aussi le cas chez *Almasaurus*. Le foramen paraquadratum est entièrement situé sur le territoire du carré en vue postérieure. Le processus sub-otique est étalé latéralement aux condyles occipitaux, mais dans un plan oblique, semble-t-il, et non pas parallèle au plan du palais comme chez *Almasaurus* (J. P. Lehman, 1961, fig. 8). On peut noter également que le basioccipital occupe une

Source : MNHN, Paris

place assez importante, ce qui n'est pas le cas chez *Almasaurus*. La partie distale du stapes est longue et grêle.

• *Rhinesuchus*, *Lydekkerina*. — On note chez *Rhinesuchus* un développement considérable des processus paroccipitaux des tabulaires et supra-occipitaux des post-pariétaux, comme chez les autres Néorachitomes, et l'on y trouve déjà une fenêtre post-temporale allongée.

• *Trématosaures*. — La forme de l'occiput est étroite et haute. Les joues ont un contour fortement convexe dorso-latéralement. Le crâne est toutefois moins haut chez des formes telles que *Lyrocephalus*. La fenêtre post-temporale est grande, triangulaire. Le processus paroccipital du tabulaire s'étale beaucoup ventro-latéralement. L'exoccipital est allongé dans le sens horizontal, en particulier sa face ventrale, ses processus verticaux et parotique sont séparés par une excavation peu profonde. La lame ascendante du ptérygoïde rencontre postérieurement la lame descendante du squamosal. Il existe une petite fenêtre (fissure palato-carrée) entre les deux lames. Ventralement le parasphénoïde s'est étendu loin en arrière. Le ptérygoïde à une suture avec le basisphénoïde sur toute la longueur du basisphénoïde. Il est également en contact avec l'exoccipital, mais dorsalement. L'épiptérygoïde était incomplétement ossifié. Un récessus conique est présent sur le ptérygoïde. Le supra-occipital n'était pas ossifié et le hasi-occipital, ordinairement cartilagineux, est au mieux faiblement développé. Les opisthotiques sont éliminés de la surface postérieure des trabecula parotica.

• *Métoposauridés*. — L'occiput est très large et bas. La ligne dorso-latérale des joues est convexe et s'incline doucement ventro-latéralement. Le rameau carré du ptérygoïde est droit ou un peu courbé (en vue postérieure) et presque horizontal. La fenêtre post-temporale est réduite à un petit foramen. L'exoccipital est long et large. La lame ascendante du ptérygoïde est pourvue en arrière d'une lamelle otique bien différenciée. Elle a une suture commune avec la lame descendante du squamosal. Le foramen paraquadratum est très grand, formant une fenêtre bordée principalement par le quadrato-jugal et le squamosal.

L'épiptérygoïde a une plaque hasale, un processus ascendant, un processus otique tous trois bien différenciés (cf. p. 84, fig. 25).

• *Peltostega*. — L'occiput est de forme assez proche de celui de *Benthosuchus sushkini* Efremov, avec toutefois des hords latéraux de joues plus droits et un palais moins incurvé. La fenêtre post-temporale est grande, triangulaire, son hord supérieur est parallèle à celui du toit crânien. Les trabecula parotica sont longues et un peu inclinées, leur bord inféro-ventral étant presque droit. Les exoccipitaux sont courts et larges, leurs processus vertical et parotique étant séparés par une large excavation plus ou moins profonde. La lame ascendante du ptérygoïde serait modérément haute et pourvue d'un « torus obliquus ». Elle serait séparée de la lame descendante du squamosal. Le foramen paraquadratum est de dimension normale, entièrement situé dans le quadrato-jugal.

T. Nilsson (1946, p. 46) montre que la face occipitale de *Peltostega* présente un ensemble de caractères le rapprochant à la fois des Capitosauroideae et des Trématosauridae, ces derniers en paraissant toutefois plus éloignés. Il semble qu'en fait, les affinités de l'occiput de *Peltostega* avec celui des Trématosauridés aient été un peu exagérées par Nilsson. Les seuls points vraiment communs que possèdent les deux groupes, en ce qui concerne l'occiput, sont l'existence d'une petite fenêtre palato-carrée de chaque côté chez *Trematosaurus*, réduite à une fissure palato-carrée chez *Peltostega* et d'un supra-occipital plus développé que chez les Benthosuchidés ou les Capitosauridés. Le reste des caractères de la face occipitale apparente plutôt *Peltostega* aux Benthosuchidés.

• *Deltasaurus kimberleyensis* Cosgriff, 1965. Je cite ici cette espèce car la face occipitale de ce Stégocéphale n'est pas sans montrer un certain nombre de caractères communs à la fois à plusieurs formes triasiques et à *Almasaurus* en particulier. Le toit crânien est plat. Les joues descendent ventro-latéralement en formant au niveau de l'échancrure otique un angle extérieur de 40° environ avec le toit crânien (Cosgriff, 1965, p. 75). Le hord ventral de l'occiput est légèrement concave vers le bas Post-pariétaux, tabulaires, squamosaux, forment en arrière un court rebord surplombant les structures occipitales. Le processus supra-occipital du post-pariétal était une courte structure cylindrique. La position de la suture avec l'exoccipital est inconnue. Le processus subotique est étalé en plaque. Fosse post-temporale ovale. Fissure palato-carrée importante. La suture exoccipital-ptérygoïde est présente en vue ventrale (absente chez *Peltostega*).

Source : MNHN, Paris

Cosgriff place *Deltasaurus* dans les Rhytidostidae Von Huene 1920 qu'il révise pour incorporer également *Peltostega*. Je rappelle que Nilsson (1946) avait créé pour ce genre une super-famille et une famille qu'il incorporait au même titre que celle des Trématosauroïdeae et des Capitosauroïdeae dans le sous-ordre des Capitosauroidei. Il faisait des Métoposauroidei un sous-ordre. Quant aux Plagiosauria ils étaient érigés en Ordre au même titre que les Labyrinthodontia. Je ne vois pas l'utilité d'une telle exclusion des Plagiosauridés hors des Labyrinthodontes, d'autant qu'elle amènerait à ne plus comprendre les relations existant entre les Plagiosauridés et les Métoposauridés.

IX.4.2. — *Discussion.*

Si nous essayons de résumer les analogies constatées entre la face occipitale de *Almasaurus* et celle de certains groupes ou genres dont je viens de rappeler les principaux caractères, nous pouvons avancer les constatations suivantes concernant la face occipitale.

— La morphologie générale de la face occipitale de *Almasaurus* est celle d'un Benthosuchidé dont le bord postérieur des joues en vue postérieure serait plus rectiligne et un peu plus incliné par rapport au toit crânien. Encore faut-il remarquer que le type benthosuchidé est très central parmi les Stéréospondyles. Il est encore très proche de celui des Rachitomes évolués et ce caractère n'a peut-être pas une très grande importance, sinon qu'il témoigne, partiellement au moins, de l'aplatissement relatif du crâne.

— La morphologie du massif crânien central (compris entre les cornes des tabulaires et les condyles occipitaux) est très comparable à celle observée chez *Peltostega* ou chez les Capitosauroideae (Romer, 1950) : rapport des dimensions, forme de la fenêtre post-temporale, avec cette différence que le bord postérieur des trabecula parotica dessine une convexité vers l'arrière et le bas chez *Almasaurus* et que la trabecula parotica y est davantage étalée. Des formes telles que *Rhinesuchus* ou *Uranocentrodon* ont une forme de fenêtre post-temporale allongée. Cependant, le développement considérable des processus paroccipitaux du post-pariétal et supra-occipital du tabulaire, caractéristique des Néorachitomes, ne se retrouve pas chez *Almasaurus*, qui montre au contraire un étalement de l'exoccipital selon les directions de ses quatres processus.

La loge du cartilage supra-occipital est moins vaste chez *Almasaurus* que chez *Peltostega*. Le catilage basi-occipital parait régressé chez *Almasaurus* au profit d'une ossification et d'un développement vers l'intérieur et vers l'avant des processus basaux des occipitaux sans doute davantage différenciés en étui autour du neurocrâne, que chez les autres Temnospondyles triasiques.

Le massif occipital central est très différent de celui des Métoposauridés et des Plagiosauridés, ne serait-ce qu'à cause de la grande importance chez *Almasaurus* des fenêtres post-temporales. Nilsson notait aussi que c'était avec ces groupes (Metoposauridés et Plagiosauridés) que l'occiput de *Peltostega* montrait le moins de ressemblance.

— L'ossification poussée de la paroi postérieure de la fosse de l'adducteur de *Almasaurus* se retrouve aussi chez les Benthosuchidés et à moindre égard chez les Trématosaures. Par exemple les autres formes triasiques ont le plus souvent, rudimentaire ou non, une fenêtre palato-carrée. L'absence de fenêtre est due au grand développement de la lame descendante du squamosal et à l'ossification poussée du palato-carrée. Rappelons la grande dimension des fenêtres palato-carrée chez les Métoposauridés. Chez Almasaurus le foramen paraquadratum, comme chez les Benthosuchidés, se trouve entièrement sur le territoire du quadrato-jugal et il est très petit, pratiquement inexistant, alors que chez les Métoposauridés il est très grand et à cheval sur le quadrato-jugal et le squamosal. Chez les Rhinesuchidés, comme chez les Trématosaures, il chevauche un territoire triple (quadrato-jugal, carré, squamosal).

— Si *Almasaurus* présente beaucoup d'affinités avec les Benthosuchidés et avec *Peltostega* en ce qui concerne la morphologie générale de l'occiput, il est plus proche des métoposauridés en ce qui concerne le plancher endocrânien : rapports entre l'exoccipital d'une part, le ptérygoïde et le parasphénoïde d'autre part.

Source : MNHN, Paris

IX.4.3. — *Éléments de diagnose et conclusion.*

L'occipute de *Almasaurus* présente aussi un certain nombre de caractères particuliers qui peuvent servir d'éléments de diagnose. Les principaux sont :

— Étalement des trabecula parotica de l'arrière et du bas vers l'avant et le haut.

— Processus supra-occipital du post-pariétal de section triangulaire, étroit, en prolongation vers l'avant, en poutrelle, avec les structures dorsales ossifiées attribuées au sphénethmoïde et plaquées sous le toit crânien (cf. pp. 210 et suivantes).

— Étalement du processus subotique.

— Volume occupé par les cartilages supra-occipitaux moins important que le foramen magnum. L'importance de la partie ossifiée du supra-occipital n'a pas pu être appréciée.

— Ossification du palato-carré probablement plus poussée que dans beaucoup de genres triasiques.

Le plan d'ensemble de la face occipitale fait donc penser à une dérivation commune de *Almasaurus* et des Benthosuchidés au sens large à partir des Néorachitomes les plus anciens. Un autre groupe de caractères pourrait manifester les affinités de *Almasaurus* avec les Trématosaures et *Peltostega*. Une autre parenté existait avec les Métoposauridés. Enfin le dernier groupe de caractères n'est pas réductible à ceux d'une autre famille. Ce sont des constatations semblables qui avaient été faites en ce qui concerne le toit crânien et la face palatine.

X. — POSITION SYSTÉMATIQUE DE *ALMASAURUS HABBAZI*

X.1. — Récapitulation des affinités.

Avant de tenter d'insérer *Almasaurus* parmi les Stégocéphales triasiques, j'essaierai de synthétiser ses affinités, qui n'ont jusqu'à présent été envisagées qu'analytiquement.

Nous avons vu qu'en ce qui concerne la morphologie générale, *Almasaurus* a d'assez nombreux caractères communs avec les Benthosuchidés : contours crâniens ou forme de l'occiput par exemple. Les orbites sont plus antérieures et latérales que chez les Benthosuchidés. La situation latérale des orbites est en principe un caractère de Trématosaure mais elles sont moins antérieures chez ces derniers, exception faite de quelques formes à museau court tels que *Lyrocephalus* ou *Stoschiosaurus*. *Lyrocephalus* est également assez proche de *Almasaurus* par son profil. Le rapport de la longueur du crâne à sa hauteur, de l'ordre de 3, amènerait aussi à rechercher une parenté avec les Benthosuchidés ou à côté de *Peltostega* (classé parmi les Trématosaures par Nilsson, 1946) bien que la partie antérieure du crâne de ce dernier soit inconnue.

La légère flexure lacrymale du sillon infra-orbitaire est en principe un signe distinctif de Capitosauroidea (Romer, 1947). Mais là encore il faut se garder d'être trop absolu, ce que nous avions constaté avec la convergence entre *Neldasaurus* et *Almasaurus* en ce qui concerne le sillon jugal, puisque cette flexure s'observe aussi chez un genre tel que *Batrachosuchoides* Shisbkin ou chez *Batrachosuchus* Broom. L'articulation mandibulaire au niveau de la transversale des condyles occipitaux est une disposition capitosauridée.

Le palais montre de la même façon un amalgame de caractères de diverses familles : le V des petites dents vomériennes post-fenestrales est benthosuchidé, tandis que la liaison de l'exoccipital et du ptérygoïde, apparente ventralement, est métoposauridée.

Le groupe des caractères métoposauridés dans l'ensemble du crâne est d'ailleurs important : position antérieure des orbites et des narines, importance réduite des échancures otiques, rejet en arrière du massif occipital, aplatissement antérieur mieux marqué chez *Almasaurus* que chez les Benthosuchidés, grandes dimensions des choanes, schéma des structures exoccipitales et ptérygoïdiennes.

Source : MNHN, Paris

Certaines affinités ont également pu être notées avec d'autres formes : *Peltostega* (partie postéro-dorsale du sillon jugal, orbites petites et latérales), mais il ne s'agit d'aucune structure fondamentale ; ou avec les Trématosaures (processus cultriforme étroit ou position latérale des orbites, caractère que l'on retrouve chez de nombreux groupes).

Enfin, on dénote chez *Almasaurus* un groupe de caractères dont le recensement ne conduit à aucun rapprochement précis car ils se retrouvent chez tous les groupes issus des Néorachitomes par exemple l'absence de contact du frontal avec l'orbite et plus généralement le plan des os du toit crânien et du palais.

Je résumerai dans le tableau récapitulatif ci-après les différentes affinités de *Almasaurus* avec les groupes ou les genres voisins.

Tableau récapitulatif des principales affinités et ressemblances de Almasaurus habbazi :

Benthosuchidés.

Largeur du crâne de l'ordre de trois fois sa hauteur au niveau des cornua.
Flexure lacrymale du sillon sous-orbitaire.
Os lacrymal n'atteignant ni l'orbite, ni la narine.
Rangées médiales des petites dents vomériennes en V.
Formes et proportions de l'occiput.
Mandibule de type benthosuchidé.
Vertèbres rachitomes.

Capitosauridés.

Narines plus proches de l'extrémité du crâne que chez les Benthosuchidés.
Articulation mandibulaire à peu près au même niveau que les condyles occipitaux (chez Benthosuchidés en arrière).

Peltostega.

Orbites assez petites et latérales, comme chez *Almasaurus*.
Arrière du toit crânien de morphologie générale comparable, de type benthosuchidé.
Fenêtres post-temporales triangulaires et allongées.
Sillon jugal suivant le bord postérieur du squamosal dans son cours postérieur.

Trématosaures.

Position très latérale des orbites.
Processus cultriforme étroit.
Multiplication des sillons sensoriels à l'arrière.

Métoposauridés.

Orbites dans la moitié antérieure du crâne et apparaissant en vue palatine à l'avant des fenêtres interptérygoïdiennes.
Narines externes terminales et peu écartées l'une de l'autre.
Proportions générales du crâne comparables, exception faite de la hauteur relative au niveau de l'arrière crâne.
Échancrures otiques relativement peu développées.
Choanes grandes.
Fenêtres rostrales dissociées.
Exoccipitaux ayant ventralement un large contact avec les ptérygoïdes et avec le parasphénoïde.
Fémur et humérus voisins de ceux des Métoposauridés.

Autres ressemblances ou convergences :

— Avec *Deltasaurus kimberleyensis* Cosgriff et *Deltasaurus pustulatus* la forme des orbites en trapèze.

— Avec *Rhytidosteus capensis* Owen le museau bilobé.

Source : MNHN, Paris

— Avec *Pantylus* (Romer, 1969, fig. 1, 2, 5), Amphibien Microsaurien du Permien, existe une ressemblance relative à la forme du museau, l'importance des prémaxillaires, la position antérieure des narines, la position antérieure et latérale des orbites.

— Avec *Neldasaurus whrightae* Chase (Rachitome permien du Texas), les narines presque terminales, les orbites assez antérieures et de forme plus ou moins trapézoïdale. Le sillon jugal suit le bord postérieur du squamosal.

— Avec le rachitome Colostéidae *Greererpeton burkemorani* Romer, la même remarque que précédemment peut se faire concernant le cours postérieur du sillon jugal (cf. Romer, 1969, fig. 3).

Deux groupes sont particulièrement intervenus dans l'essai de comparaison qui a été tenté : les Benthosuchidés et les Métoposauridés.

Une troisième catégorie aussi importante de caractères a pu être distinguée : les traits anatomiques propres à *Almasaurus* et qui sont principalement :

1) La morphologie des orbites et leur position latérale extrême.
2) La grande étroitesse du pont osseux séparant les natines externes.
3) Le museau très étroit et sa forme en crosse légère. Les quatre dents terminales des prémaxillaires.
4) Le sillon jugal descendant le long du bord postérieur du squamosal et allant jusqu'à la suture avec le quadrato-jugal.
5) La forme des fenêtres palatines et le processus cultriforme carené.
6) La faible dimension antéro-postérieure du parasphénoïde.
7) Présence d'ossifications attribuées aux sphénethmoïdes. Ossification importante du palato-carré et de l'exoccipital, le dernier os progressant vers l'avant par rapport à ce que l'on connaît chez beaucoup d'autres genres triasiques.

X.2. — Insertion taxonomique de *Almasaurus habbazi*.

Il ne serait pas conforme aux observations et conclusions qui ont précédé de rattacher *Almasaurus* à une famille déjà connue des Stéréospondyles. Remarquons qu'un certain nombre de genres tels que *Peltostega*, *Deltasaurus*, *Laidleria*, ou bien ont été classé dans une famille déjà décrite pour révéler ensuite des caractères contradictoires avec ceux impliqués par cette appartenance, ou bien ont du être classés à part, même s'ils présentaient des caractères communs avec d'autres groupes. Les descriptions de ces formes difficiles à classer dans une famille déjà recensée ont donné lieu à des tentatives restreintes de révision de la classification des groupes voisins. Il semblerait qu'existent quelques familles relativement bien définies de stéréospondyles et que sont venus s'accumuler autour, au fur et à mesure qu'augmentait notre connaissance de la faune, des genres moins circonscrits. L'ensemble présente une certaine conformité de structure due à un stade d'évolution comparable. Comment interpréter cette homogénéité, au moins apparente, des grandes familles telles que Benthosuchidés ou Métoposauridés, et la découverte par ailleurs de formes présentant des affinités multiples ?

Une explication est que les grandes familles apparemment homogènes ont une définition trop restrictive. Ou bien encore, il entre dans leur diagnose une série de caractères trop généraux que l'on retrouve dans de nombreuses autres formes sans que ces caractères puissent avoir une signification phylogénétique : par exemple la morphologie de la face occipitale des Benthosuchidés. Une troisième explication est que toutes ces formes découvertes après les dernières révisions du groupe des Stégocéphales, justifient effectivement un classement à part. Si elle devait un jour se faire, une révision des Temnospondyles triasiques, devrait commencer par une étude critique des caractères distinctifs choisis.

Si l'on prend comme base de discussion la phylogénie proposée en 1947 par Romer, on peut se demander comment situer un genre tel que *Almasaurus* dans une phylogénie qui fait dériver Capitosauroidea et Brachyopoidea des Rhinésuchidés. Comment expliquer l'existence chez *Almasaurus* de caractères relevant des Capitosauroidea et des Brachyopoidea, d'autant plus qu'*Almasaurus* est déjà un genre tardif ? Bien que Peltostega soit connu par des pièces incomplètes, le problème est voisin pour lui. Il a d'ailleurs été classé de façon très diverse j'ai eu l'occasion de le dire. *Peltostega* montre

Source : MNHN, Paris

en effet des caractères de Trématosauridés mais aussi de Benthosuchidés. Ce cas étend aux Trématosaures la dimension de la question.

On peut imaginer qu'*Almasaurus* ait dérivé des Rhinésuchidés ou d'un autre Néorachitome peu différencié mais on ne peut pas concevoir une dérivation à partir des Benthosuchidés ou d'une lignée menant aux Benthosuchidés. Il resterait alors à rendre compte de ses affinités importantes avec les Métoposauridés. Chronologiquement la situation Trias supérieur d'*Almasaurus* et des Métoposauridés paraît accentuer la difficulté, les Benthosuchidés n'étant plus représentés dès le Trias inférieur (*Sassenisaurus*). La difficulté principale réside dans le fait que l'on considère ordinairement que Benthosuchidés et Métoposauridés n'ont aucune relation directe et ont dérivé très tôt à partir d'une souche de type Rhinésuchidé. Faire de *Almasaurus* un intermédiaire phylogénétique entre les Benthosuchidés et les Métoposauridés pourrait rendre compte de la succession chronologique des Métoposauridés aux Benthosuchidés. Il faudrait alors admettre que les Almasauridés sont apparus au plus tard au Trias inférieur, ou bien que d'autres intermédiaires ont existé entre eux et les Benthosuchidés. Une telle conception est cependant très artificielle dans la mesure où l'on reconnait dans les Capitosauridés l'aboutissement des Benthosuchidés au Trias supérieur, dans la mesure aussi où l'enracinement des Brachyopoidea se fait très tôt, en même temps que celui des Capitosauroidea (Romer, 1947), parmi les Néorachitomes.

Il semble plus logique d'admettre que les Almasauridés, comme les Benthosuchidés et les Métoposauridés, ont dérivé à partir de formes présentant un même ensemble de caractères et que d'autres genres pourront peut-être se rattacher au même processus de radiation. Le centre d'origine devrait évidemment être recherché parmi les Néorachitomes ou les rachitomes (type vertébral de *Almasaurus* !). C'est du reste à ce niveau de la discussion que devait intervenir une critique des concepts de rachitomie et de stéréospondylie, qui permettrait d'envisager le passage et les relations entre Stégocéphales permien et triasique de façon plus progressive. J'ai eu l'occasion d'amorcer la discussion à ce sujet dans plusieurs notes (Dutuit J.-M., 1972 *a* et *b*, Dutuit J.-M. note à paraître *in* colloque n° 218 du C.N.R.S. de 1973).

Les quelques affinités rencontrées entre *Almasaurus* et les Trématosaures, entre autres arguments font que je vois mal l'opposition fondamentale qu'il pourrait y avoir entre les Trématosauria d'une part, les Capitosauria et Brachyopoidea d'autre part. Rappelons que Nilsson (1946) place *Peltostega* dans les Capitosauroidei alors que Romer (1947) en fait un Trématosaure (classés en sous-ordre au même titre que les Stéréospondyles).

En 1950 Romer exclut les Rhinesuchidae des Stéréospondyles et les place (avec les Lydekkerinidae et les Benthosuchidae) dans le sous-ordre des Néorachitomes tandis que dans les Stéréospondyles sont inclues les familles Capitosauridae, Trématosauridae, Métoposauridae et Brachyopidae.

En 1966, par contre, dans la troisième édition de « Vertebrate Paleontology » Romer revient partiellement sur ses positions de 1947 puis qu'il réintroduit les Rhinesuchidés, érigés en Super-famille des Rhinesuchoidea dans les Stéréospondyles avec les Capitosauroidea, englobant de nouveau les Benthosuchidés russes, les Brachyopoidea, et les Metoposauroidea. Les Plagiosauridae sont érigés en Sous-ordre des Plagiosauria. Quant aux Trématosaures, ils ont le rang de Super-famille, Trematosauroidea, parmi les Rachitomi.

On peut remarquer également la variété, sinon l'ambiguïté, des classements de genres tels que *Peltostega* ou *Deltasaurus*. Nilsson (1946) conçoit un ordre des Labyrinthodontia et un ordre des Plagiosauria. La classification qu'il propose est la suivante :

O. Labyrinthodontia
- S.-o. Capitosauroidei
  - S.-f. Trematosauroidea
    - F. Lydekkerinidae
  - S.-f. Capitosauroideae
    - F. Rhinesuchidae
    - F. Capitosauridae
    - F. Mastodonsauridae

Source : MNHN, Paris

S.-f. Trematosauroidea
S.-f. Peltostegidae

S.-o. Metoposauroidei

O. Plagiosauria

Brachyopidae
Plagiosauridae.

Kitching (1958) remarque à propos de *Deltasaurus* qu'il présente un mélange de caractères de Trématosaures et de Capitosaures, mais aussi des traits de Néorachitomes. Quant au genre *Peltostega* nous avons vu la multiplicité des classements que l'on a proposés pour lui.

Ces désaccords assez profonds entre plusieurs auteurs à propos d'un même genre, ou les remaniements effectués à quelques années d'intervalle par un même auteur dans sa classification de groupes majeurs tels que les Trématosaures ou les Plagiosaures illustrent de nouveau la nécessité de revoir le choix des critères de classification des Stégocéphales post-éryopsidés, sinon de tous les Stégocéphales, mais ce choix peut-il refléter la réalité évolutive ? Je ne le pense pas, croyant le système linéen inadéquat pour en rendre compte.

Après ces remarques, je ne peux décemment prétendre qu'à une tentative de classification provisoire de *Almasaurus*. Dans l'esprit d'une classification devant exprimer si possible la phylogénie du groupe, trois propositions devront être respectées :

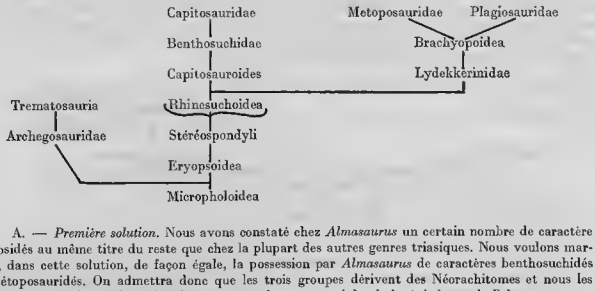
1) Il y a bien un rapport de parenté entre Benthosuchidés et Capitosauridés et il est souhaitable de les maintenir groupés au sein d'un même groupe des Capitosauroidea.

2) Plagiosauridés et Métoposauridés peuvent être valablement inclus parallèlement dans une Super-famille des Brachyopoidea.

3) *Almasaurus* présente, *pour l'essentiel*, des caractères intermédiaires entre ceux des Benthosuchidés et des Métoposauridés, avec en plus une catégorie de caractères originaux qui laisse peu de place à une hypothèse de succession Benthosuchidés-Almasauridés-Métoposauridés.

Je proposerai trois solutions provisoires mais rappellerai auparavant la phylogénie proposée par Romer en 1947.

Phylogénie de Romer (1947).



A. — *Première solution.* Nous avons constaté chez *Almasaurus* un certain nombre de caractère éryopsidés au même titre du reste que chez la plupart des autres genres triasiques. Nous voulons marquer, dans cette solution, de façon égale, la possession par *Almasaurus* de caractères benthosuchidés et métoposauridés. On admettra donc que les trois groupes dérivent des Néorachitomes et nous les mettrons en parallèles. Nous n'envisagerons pas dans cet essai de phylogénie le cas de *Peltostega* et ceux de *Deltasaurus* Cosgriff ou de *Lladileria* Kitching qui nécessiteraient une discussion approfondie et

Source : MNHN, Paris

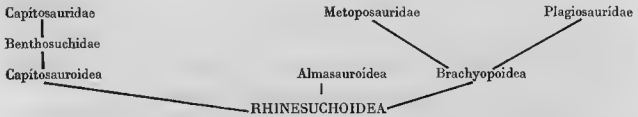
brouilleraient de toute façon les cartes. Ne voyant pas la nécessité d'ériger en Sous-ordre les Plagiosauridés, je maintiendrai par conséquent la Super-famille des Brachyopoidea, comprenant les familles Metoposauridae et Plagiosauridae.

Cette solution est proche de la phylogénie de Romer à cette différence près que la lignée Rhinesuchoidea-Capitosauroidea n'est pas privilégiée par rapport à la filiation, plus latérale chez Romer, Rhinesuchoidea-Lydekkerinidae-Brachyopoidea. Dans la solution que je propose, Capitosauroidea, Almasauroidea, Brachyopoidea, ont la même position par rapport à l'origine de la radiation : les Rhinesuchoidea.

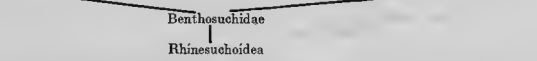
Stéréospondyli

S.-f. Capitosauroidea	Benthosuchidae Capitosauridae
S.-f. Brachyopoidea	Metoposauridae Plagiosauridae
S.-f. Almasauroidea	Almasauridae

Phylogénie proposée.



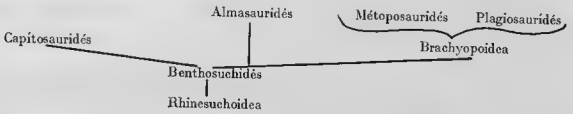
B. — *Deuxième solution.* C'est la coexistence chez *Almasaurus* de caractères benthosuchidés et métoposauridés qui sera privilégiée dans cette solution en faisant de ce genre un intermédiaire entre les deux autres familles. J'ai déjà énoncé quelques-uns des inconvénients de cette façon de voir. Il y a beaucoup moins transition apparente d'une condition benthosuchidée plus ou moins estompée à une condition métoposauridée que juxtaposition pure et simple de caractères des deux familles chez *Almasaurus*. On voit encore moins comment résoudre dans cette hypothèse le problème de la position des Plagiosauridés par rapport aux Métoposauridés.



C. — *Troisième solution.* Cette position d'attente tiendrait principalement compte de la constatation que j'ai faite qu'une grande partie des groupes triasiques donnent l'impression d'avoir puisé dans un ensemble de caractères primitivement communs, post-éryopsidés, sans manifester de rapport de parenté précis, si ce n'est entre les Benthosuchidés et les Capitosauridés d'une part, entre les Métoposauridés et les Plagiosauridés d'autre part. Nous y insisterons sur l'antériorité des Benthosuchidés

Source : MNHN, Paris

sur les autres groupes considérés. Cette phylogénie tiendra compte aussi du fait que l'on retrouve chez les différents groupes de Stégocéphales triasiques les mêmes tendances évolutives .C'est ainsi qu'un certains parallélisme existe entre les Capitosauridés et les Métoposauridés, aplatissement du crâne, augmentation des dimensions, membres réduits. Nous placerons dans les Benthosuchidés à l'origine de ces groupes en mettant *Almasaurus* en parallèle avec les Métoposauridés et non plus en continuité. Il s'agit en fait d'une variante de la deuxième solution.



Il n'est pas utile, ou peut-être est-ce prématuré, de choisir une de ces hypothèses. Ainsi que je l'ai dit plus haut, il paraît souhaitable qu'intervienne une discussion critique des caractères distinctifs admis pour les Stégocéphales et en particulier ceux du Trias. La signification des changements observés au cours de l'évolution du groupe dans la structure vertébrale doit être revue. Il sera ensuite possible d'envisager une révision des groupes triasiques, révision qui intégrerait dans la classification les genres découverts depuis une dizaine d'années. Pour les raisons que j'ai données à la suite de la description de *Almasaurus* pp. 233 et suivantes je crois nécessaire d'ériger en nouveau genre la forme marocaine décrite et même d'en faire, au moins provisoirement, une nouvelle famille.

X.3. — Définition du fossile.

Classe Amphibia.

Ordre Temnospondyli.

Sous-ordre Stereospondyli.

Famille Almasauridae n. f.

Almasaurus n. gen.

Espèce-type *Almasaurus habbazi* n. sp.

Dérivation du nom. — Le genre est fondé sur le nom de la localité-type. Le nom d'espèce est dédié à Mohamed Habbaz, découvreur du gisement.

Diagnose générique. — Elle sera volontairement plus restreinte que les éléments de diagnose déjà proposés (pp. 231, 234, 237).

1) Amphibien labyrinthodonte à crâne triangulaire.

2) Orbites juste antérieures à la ligne transversale moyenne du crâne.

3) Narines terminales séparées par un simple pont osseux. Museau étroit.

4) Échancrures otiques quadrangulaires et d'importance comparable à celle des tahulaires.

5) Crâne plat en avant des orbites, bombé dans le rapport 3/1 au niveau des cornua.

6) Lacrymal ne touchant ni l'orbite ni la narine. Pas de contact du frontal avec l'orbite. Pas de contact du nasal et du préfontal.

7) Sillon sous-orbitaire marquant une flexure lacrymale.

8) Plages de croissance du crâne peu visibles.

9) Partie antérieure du palais présentant une structure benthosuchidée mais à grandes choanes (les deux tiers environ des orbites).

Source : MNHN, Paris

10) Fenêtres palatines à rétrécissements antérieur et postérieur marqués. Ouvertures rostrales paires, de grande taille (comparable aux choanes).

11) Orbites apparaissant en vue ventrale à la partie antérieure de la fenêtre palatine.

12) Processus cultriforme étroit, de section proximale semi-circulaire avec carène ventrale de section distale aplatie.

13) Branche palatine du ptérygoïde légèrement courbée avec concavité latéro-postérieure, rétrécie à son extrémité proximale.

14) Partie ventrale des exoccipitaux de la même importance que chez *Metoposaurus*. Suture ptérygoïde-exoccipital ventralement importante.

15) Articulation mandibulaire et condyles exoccipitaux sont à peu près dans un même plan transversal à celui du palais.

16) Par rapport au bord postérieur des tabulaires et des post-pariétaux, rejet vers l'arrière du massif occipital. Occiput présentant un galbe général à concavité postérieure. Rapport des dimensions de l'occiput proche de celui observé chez les Benthosuchidés.

17) Fenêtre post-temporale de forme allongée triangulaire.

18) Processus suh-otique de l'exoccipital étalé, montrant ventralement une large suture avec le ptérygoïde.

19) Double lamelle ascendante du ptérygoïde.

20) Épiptérygoïde étalé.

21) Sphènethmoïde présentant une ossification dorsale longitudinale importante.

Diagnose spécifique. — Diagnose du genre avec en plus les distinctions suivantes auxquelles je ne pense pas utile de donner une valeur générique, afin de ne pas rendre trop restrictive l'acception du genre.

- Museau relevé au niveau des narines, légèrement rahattu sur la symphyse mandibulaire.
- Orbites de forme trapézoïdale.
- Lacrymal triangulaire.
- Sillon jugal descendant le long du hord postérieur du squamosal.
- Rangées médianes de petites dents vomériennes post-fenestrales ne partant pas des crocs préchoanaux mais plus postérieurement.
- Prémaxillaires portant chacun deux dents plus grosses que celles des maxillaire.
- Fenêtre palato-carrée réduite à un foramen.

Syntypes. — Cinq crânes incomplets étiquetés provisoirement (juin 1970) A, B, C, D, E, et conservés à cette date au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Leur destinée ultérieure sera précisée dans une publication. Recueillis par Jean-Michel Dutuit, 1966.

Localité-type. — Village d'Alma. Sud d'Imi N'Tanoute. Atlas occidental marocain. Gisement numéroté X1p (nomenclature Dutuit) et de coordonnées 161,8/456,9.

Stratigraphie. — Base du t5 (« grès et argiles silteuses rouges ») dans la nomenclature de M. Tixeron (publiée ici).

Source : MNHN, Paris

SIXIÈME PARTIE

CONCLUSION GÉNÉRALE

Ainsi s'achève la première étape de l'étude paléontologique du Trias marocain. Depuis, une nouvelle mission de fouille eut lieu, en été 1975, dans le couloir d'Argana. Elle permit la découverte dans le t4 (nomenclature de Tixeron : cf. tableau 1) de nouveaux Stégocéphales. Il s'agit probablement de formes apparentées aux Cyclotosauridae. Au cours de cette mission plusieurs gisements ont également été découverts dans le t2. L'état sommaire de dégagement des fossiles sur le terrain ne permet pour l'instant aucune identification précise de ces fossiles.

Les objectifs essentiels de ce travail étaient :

— Proposer une étude anatomique des genres et espèces décrits qui puisse s'intégrer aux connaissances que nous avions déjà sur les Stégocéphales.

— Remettre en discussion à la lumière de cette description certaines idées aujourd'hui encore admises. Cette discussion avait déjà été entreprise dans des notes parues (Dutuit J.-M., 1972 *a* et *b*) ou à paraître (Dutuit J.-M., 1975 ; Dutuit et Heyler, 1975). Le développement éventuel de ces prises de position sera le fait de petites notes ultérieures de mises au point.

Je crois que manquent principalement dans ce travail :

1) Une analyse biométrique de la collection de Métoposauridés.

2) Une étude plus approfondie de l'endocrâne de *Almasaurus habbazi*.

Je tenterai de combler ultérieurement ces lacunes.

Je me suis volontairement abstenu de considérations détaillées concernant l'utilisation stratigraphique des espèces décrites. Je crois que le groupe des Métoposauridés, dont l'homogénéité est une fois de plus prouvée, est un bon marqueur du Trias supérieur. Aller plus loin me semble imprudent avant l'étude des formes reptiliennes de cette collection. Les corrélations savantes pourront alors être envisagées !

Sur le plan paléoécologique l'abondance des Batraciens, leur répartition, permettent de préciser quelques paramètres du milieu mais là encore l'étude de la faune reptilienne permettra sans doute davantage d'objectivité.

La découverte de *Almasaurus habbazi* a eu comme intérêt théorique principal de montrer que pouvait exister au Trias supérieur un Stégocéphale alliant de nombreux caractères « archaïques » à d'autres caractères habituellement rencontrés chez les Stégocéphales qui marquent la fin du groupe (Brachyopoïdés sensu lato).

Sans vouloir revenir sur l'anatomie de *Almasaurus*, car elle a été amplement discutée, soulignons-en au moins quelques caractères dont peut-être pourrons-nous tirer une signification fonctionnelle :

— Extrémité du museau légèrement relevée.

— Crâne relativement plat.

— Tendance au développement des sillons sensoriels.

— Membres petits.

— Rachis très articulé, chaque vertèbre présentant trois pièces osseuses.

— Tous les individus découverts à ce jour étaient associés à des Actinoptérygiens et des Dipneustes.

Ces quelques caractères marquent une plus grande adaptation au milieu aquatique qu'au milieu terrestre et j'aurais plutôt tendance à voir en *Almasaurus habbazi* une forme exclusivement aquatique.

Source : MNHN, Paris

Indirectement la présence de *Almasaurus* au côté de *Metoposaurus* dans ces couches du Trias supérieur tend à minimiser, me semble-t-il, la valeur que l'on attribue à la notion de spécialisation comme moyen d'explication de la disparition des Stégocéphales terminaux. Cette notion est parfois employée en référence à de nouvelles conditions écologiques, ce qui est son sens le plus large et traduit alors simplement une inadaptation du groupe considéré à un nouveau milieu de vie. Mais elle est très souvent employée, à mon sens abusivement, dans le sens de « réduction des potentialités évolutives ». C'est en effet toucher là à un autre registre d'analyse, celui de la génétique, où les explications mériteraient d'être davantage argumentées. Notre seule « preuve par neuf » possible est bien entendu l'extinction du groupe. C'est un mode de jugement *a posteriori* qui relève davantage du « jugement de Dieu » que de l'analyse explicative.

A ma connaissance, aucune règle claire et unanimement reconnue ne permet la distinction des caractères de spécialisation. Le concept est du reste assez flou et ne prend réellement substance que lorsqu'on l'applique à l'analyse d'une longue succession d'espèces orthogénétiques. Autrement, il permet surtout la rationalisation tranquillisante de notre ignorance désapointée face à la disparition quelque peu brutale d'un groupe.

Tant que l'on pensait les Métoposauridés « régressés » en ce qui concerne leur ossification (ce qui est d'ailleurs partiellement vrai, tout jugement de valeur exclu), ces Stégocéphales pouvaient illustrer cette notion commode. Mais comment rendre compte du « point d'orgue » inattendu que constitue au Trias supérieur cette résurgence dans *Almasaurus* de caractères encore rachitomes ?

Ce sont donc là des façons de raisonner que remettent chaque fois en cause les nouvelles formes que découvre le paléontologue. La principale vertu du travail sur le terrain consiste peut-être en cela : rappeler, par les imprévus des nouveaux fossiles, que nous simplifions exagérément la lecture du « code ». Car nous sommes davantage et plus vite satisfaits par la rusticité de la clef que nous imaginons que par la compréhension du texte qu'elle autorise.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

1. — PARTIE GÉOLOGIQUE

Ambroggi, R., 1963. — Étude géologique du versant méridional du Haut Atlas occidental et de la plaine du Souss. *Notes et mémoires Serv. géol. Maroc*, n° 157, 332 p., 181 fig., tabl., 1 carte géol. coul.

Arambourg, C. et Duffaud, F., 1960. — Note sur la découverte d'un gisement de Vertébrés continentaux dans le Trias du Haut Atlas occidental. *Bull. Soc. Géol. France*, 7e série, t. II, n° 2, pp. 172-177, 4 fig., 1 pl.

Bourcart, J. et Ricour, J. 1952. — Une hypothèse sur les conditions de sédimentation des niveaux salifères du Trias. *C. R. somm. S.G.F.*, n° 3, pp. 37-38.

Bourcart, J. et Ricour, J., 1954. — Essai sur les conditions de sédimentation des niveaux salifères du Trias. *19e Congr. Géol. intern. Alger 1952, C. R. section XIII*, pp. 35-47, fasc. XIII.

Caillère, S., Henin, St., 1963. — Minéralogie des argiles. *Masson & Co*, Paris, 1963, 355 p., 47 fig., fi pl.

Choubert, G., 1948. — Au sujet des croûtes calcaires quaternaires. *C. R. Ac. Sc.*, t. 226, n° 20, pp. 1630-1631.

Choubert, G., 1950. — Réflexions au sujet du Pliocène continental. *Notes et Mémoires Serv. géol. Maroc*, n° 76, pp. 13-91, 6 fig., 1 pl.

Choubert, G., 1951. — Essai de chronologie hercynienne. *Notes et Mémoires Serv. géol. Maroc*, n° 83, t. IV, pp. 10-78.

Choubert, G., 1955. — Note sur la géologie des terrains récents des Doukkala, avec un appendice : Hypothèse sur les causes de l'accumulation des limons rouges et des encroûtements, par Choubert G. et Faure-Muret A. *Notes et Mémoires du Serv. géol. Maroc*, n° 128, pp. 9-30, 2 fig., 2 cartes.

Choubert, G., 1946-1955. — Carte géologique du Maroc, au 1/500 000e.

Choubert, G., 1956. — Lexique stratigraphique du Maroc. *Notes et Mémoires du Serv. géol. Maroc*, n° 134, 165 p., 2 cartes en couleur.

Choubert, G. et Faure-Muret, A., 1960-1962. — Évolution du domaine atlasique marocain depuis les temps paléozoïques. *Mém. hors série Soc. Géol. France*, Livre à la mémoire du Professeur Fallot, t. I, pp. 447-528.

Depretin, S., 1951. — Sur l'âge triasique, probablement Keuper moyen, des couches cuprifères d'Argana-Bigoudine (Haut-Atlas occidenta). *C. R. Ac. Sc.*, t. 232, pp. 424-425.

Depretin, S. et Fauvelet, E., 1951. — Présence de Phyllopodes triasiques dans la région d'Argana-Bigoudine (Haut-Atlas occidental). *Notes Serv. géol. Maroc*, n° 85, t. 5, pp. 129-136.

Destombes, J. 1952. — Gypse, sel et autres substances des dépôts d'évaporation, *in* : *Géologie des gites minéraux marocains. Notes et Mémoires Serv. géol. Maroc*, n° 87, pp. 359-370, 2 fig. ,1 carte.

Dresch, J., 1941. — Recherches sur l'évolution du relief dans le massif central du Grand Atlas, le Haouz et le Sous. *Thèse lettre, Paris*.

Dresch, J. 1952. — Le Haut Atlas occidental, *in* : *Aspect de la géomorphologie du Maroc. Notes et Mémoires Serv. géol. Maroc*, n° 96.

Duffaud, F., 1960. — Contribution à l'étude stratigraphique du Bassin secondaire du Haut Atlas occidental (Sud-Ouest marocain). *B. Soc. Géol. Fr.* (7), t. II, p. 728.

Duffaud, F., 1964. — (Société Chérifienne des Pétroles). Le Bassin du Sud-Ouest Marocain. Colloque sur les bassins sédimentaires.

Duffaud, F., 1966. — (Société Chérifienne des Pétroles). Le Bassin du Sud-Ouest Marocain *in* Bassins littoraux africains. 1er tome : Littoral Atlantique — Symposium (New Delhi, 1964) — Association des Géologues d'Afrique, 1966, pp. 5-12, 2 fig., 12 pl. bibliog.

Source : MNHN, Paris

DUTUIT, J.-M., 1966. — Apport des découvertes de Vertébrés à la stratigraphie du Trias continental du couloir d'Argana, Maroc. *Notes Serv. géol. Maroc*, t. 26, n° 188, 1966, pp. 29-31.

FALLOT, Paul, 1937. — Essai sur la géologie du Rif septentrional. *Notes et Mémoires Serv. géol. Maroc*, 553 p., 100 fig., et une pochette avec 25 pl. h.-t.

FEYS, R. et GREBER, Ch., 1957. — Rapport géologique sur le Carbonifère du Sous.

GALL, J. C., 1971. — Faunes et paysages du grès à *Voltzia* du Nord des Vosges. Essai paléoécologique sur le Buntsandstein supérieur. *Mémoires du Service de la Carte Géologique d'Alsace et de Lorraine*, n° 34, 318 p., 39 fig., 20 tab., 36 pl., Strasbourg, 1971.

GREBER, Ch. et PROUST, F., 1958. — Sur le Permien et le Trias dans le Haut Atlas occidental (Maroc). *C. R. somm. Soc. géol. Fr.*, 10, pp. 210-212.

GRIFFON, J. C., 1966. — La dorsale calcaire au Sud de Tétouan. *Notes et Mémoires Serv. géol. Maroc*, n° 184, pp. 149-212, 35 fig., 5 pl., 1 carte, 1 série de coupes h.-t.

JEANNETTE, A. et LUCAS, J., 1955. — Sur l'extension au Maroc des niveaux à chlorite dans les argiles du Permo-Trias. *Notes Serv. géol. Maroc*, 12, pp. 129-134.

KONING, G. de, 1957. — Géologie des Ida-ou-Zal (Maroc). Stratigraphie, pétrographie et tectonique de la partie SW du bloc occidental du Massif ancien du Haut Atlas. *Univ. de Leide*, Leide, 209 p., 87 fig.

KORNPROBST, J., 1966. — La chaîne du Haouz, de la Hafa Queddana au col d'Aztu d'Arabia. *Notes et Mémoires Serv. géol. Maroc*, n° 184, pp. 9-54, 43 fig., 4 pl., 1 schéma struct., 3 pl. coupes sériées h.-t., 1 carte.

KRININE, P. D., 1949. — The origin of red beds. *Trans. New York Acad. Sc.*, sér. II, vol. 2, pp. 60-68.

LUCAS, J. et BRONNER, A. M., 1961. — Évolution des argiles sédimentaires dans le bassin triasique du Jura français. *Bull. Serv. carte Als. et Lor.*, t. 14, fasc. 4, pp. 137-148, 4 fig., 2 tab.

MARÇAIS, J., 1934. — Découverte de fossiles dans le Trias du Prérif oriental. *Bull. Soc. Sci. Maroc*, 14, p. 139.

MARÇAIS, J., 1935. — A propos d'un gisement de Trias fossilifère dans le Rif oriental. *C. R. Ac. Sc. Paris*, 200, pp. 687-689.

MILLOT, G., 1964. — Géologie des argiles. 499 p., 75 fig., 9 pl., *Masson & Co*, Paris, 1964.

MILLOT, G., PERRIAUX, J., LUCAS, J., 1961. — Signification climatique de la couleur rouge des grès permotriasiques et des grandes séries détritiques rouges. *Bull. Serv. Carte Géol. Als. et Lor.*, t. 14, fasc. 4, pp. 91-100.

MORET, L., 1931. — Recherches géologiques dans l'Atlas de Marrakech. *Notes et Mémoires Serv. Mines et Carte Géol. Maroc*, n° 18, 262 p., 38 fig., 23 pl., 1 carte h.-t.

NELTNER, L., 1938. — Études géologiques dans le Sud marocain (Haut Atlas et Anti-Atlas). *Notes et Mémoires Serv. Mines et Carte Géol. Maroc*, n° 42, 298 p., 53 fig. texte, 14 pl., 5 pl. trait h.-t., 1 carte géol. au 1/500 000e.

PERRIAUX ,J., 1961. — Contribution à la Géologie des Vosges gréseuses. *Mém. Serv. Carte Géol. Als. Lor.*, 18, 236 p.

RICOUR, J., 1959. — Stratigraphie du Trias de Paris. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 1, pp. 3-13.

RICOUR, J., 1962. — Contribution à une révision du Trias français. *Mem. Explic. Carte géol. dét. France*, 1962, 1 vol., in-4°, 471 p., 24 pl. phot., 8 pl. h.-t., 122 fig., tabl.

ROCH, E., 1930. — Études géologiques dans la région méridionale du Maroc occidental. *Notes et Mémoires Serv. Mines et Carte Géol. Maroc.*, n° 9 (thèse Sciences, Paris), 542 p., 75 fig., 26 pl. h.-t., 1 carte géol. en couleur au 1/500 000e.

ROCH, E., 1939. — Description géologique des montagnes à l'Est de Marrakech. *Notes et Mémoires Serv. Mines et Carte géol. Maroc*, n° 51, 438 p., 91 fig. texte, 7 pl. h.-t.

ROCH, E., 1950. — Histoire stratigraphique du Maroc. *Notes et Mémoires Serv. géol. Maroc*, n° 80, 437 p., 77 fig., 22 pl.

ROCH, E. et TINGRY, Ch., 1928. — Sur la terminaison occidentale du Haut Atlas marocain. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 186, pp. 1855-1856.

TERMIER, H., 1936. — Études géologiques sur le Maroc Central et le Moyen Atlas septentrional. *Notes et Mém. Serv. Géol. Maroc*, n° 33, 1566 p., 30 tabl. synoptiques (11 Texte, 19 h.-t.), 63 fig. texte, 67 pl. photos, dessin, schémas et coupes.

TERMIER, H. et G., 1949. — Mode de gisement des basaltes « permo-triasiques » au Maroc. *B. Soc. Géol. Fr.*, 5e série, t. 19, fasc. 1, 2, 3, pp. 111-134.

Source : MNHN, Paris

2. — PARTIE PALÉONTOLOGIQUE

AGER, D. V., 1964. — Principles of Paleoecology, 1963. *Mc Graw-Hill Book Company, Inc.* New York, 1963, XI + 371 p., et *Zbl. Geol. Paläont.* (1964) Teill II (385-580), Suttgart, Juli 1964.

ALLIS, E. P., 1914. — The trigemino-facialis chamber in amphibians and reptiles. *Anat. Anz.*, t. 47, n° 1-2, pp. 56-62.

ANTHONY, R. et VALOIS, H., 1914. — Sur la signification des éléments ventraux de la ceinture scapulaires. *Bibli. Anat.*, XXIV, pp. 218-276, fig. 1-35.

ARAMBOURG, C. et DUFFAUD, F., 1960. — Note sur la découverte d'un gisement de Vertébrés continentaux dans le Trias du Haut Atlas occidental. *Bull. Soc. Géol. France*, 7e série, t. 11, n° 2, pp. 172-177, 4 fig., 1 pl.

BEER, G. R. de, 1937. — The development of the vertebrate skull. *Clarendon Press.* Oxford.

BLANFORD, W. T., 1865. — On the manner of occurence of the Reptilian remains found in the Panchet beds of the Raniganj coal-field, and on the probable conditions existing at the time when these rocks were deposited. 1865. *Memoirs of the Geological Survey of India.* 1865, 4. 1.

BRANSON, E. B., 1905. — Structure and relantionships of American Labyrinthodontidae. *Journal of Geology*, vol. XIII, n° 7, Oct.-Nov. 1905.

BROOM, R., 1915. — On the Triassic Stegocephalians *Brachiops, Bothriceps*, and *Lydekkerina* gen. nov. *Proc. Zool. Soc.*, London, pp. 363-368, 3 fig.

BROOM, R., 1930. — Notes on some Labyrinthodonts in the Transvaal Museum. *Ann. Transvaal Mus.*, vol. 14, Part. 1, pp. 1-10, 10 fig.

BROOM, R., 1933. — A new genus of Stegocephalian from the Triassic of Arizona. *Amer. Mus. Novitates*, n° 640, pp. 1-4, 2 pl.

BYSTROW, A. P., 1935. — Morphologische Untersuchungen der Decknochen des Schädels der Wirbieltiere. *Acta Zoologica*, 16, pp. 65-141, 36 fig.

BYSTROW, A. P., 1947. — Hydrophilous and Xerophilous Labyrinthodonts. *Acta Zoologica*, 28, pp. 137-164, 13 fig.

BYSTROW, A. P. et EFREMOV, J. A., 1940. — *Benthosuchus sushkini* Efr. A. labyrinthodont from the Eotriassic of Skayenge River. *Trav. Inst. Pol. Acad. Sc.*, URSS, vol. 10.

CASE, E. C., 1920. — On a very perfec thoracic shield of a large labyrinthodont of the collections of the University of Michigan. Occas., *Papers Mus. Zool. Univ. Michigan*, n° 82, pp. 1-3, pl. 1.

CASE, E. C., 1922. — New Reptiles and Stegocephalians from the Upper Triassic of western Texas. *Publ. Carnegie Inst. Washington*, n° 321, pp. 1-84.

CASE, E. C., 1924. — Some new specimens of Triassic vertebrates in the museum of geology of the University of Michigan. *Pap. Michigan Acad. Sc. Arts*, vol. 4, pp. 419-424.

CASE, E. C., 1932. — Description of a new species of *Buettneria*, with a discussion of the braincase. *Contributions from the Museum of Paleontology.* University of Michigan. Vol. 111, n° 11, pp. 187-206, 2 pl., 11 text-figs, 1932.

CASE, E. C., 1932. — A collection of Stegocephalians from Scurry county, Texas. *Contribution from the Museum of Paleontology University of Michigan*, 1935, vol. IV, n° 1, pp. 1-56, 7 pl., 45 text-figs.

CASE, E. C., 1933. — Progressive chondrification in the Stegocephalia. *Proc. Amer. Philos. Soc.*, 72 : 265-283, 12 figs.

CASE, E. C., 1935. — Description of a collection of associated skeletons of *Trimerorachis. Contr. from the Museum of Paleontology Univ. of Michigan*, 1935, vol. IV, n° 13, pp. 227-274, 11 pl., 29 fig.

CASE, E. C., 1946. — A census of the determinahle genera of the Stegocephalia. *Trans. Amer. Phil. Soc. new ser.*, vol. 35, part. IV, pp. 325-420.

CHASE, J. N., 1963. — The lahyrinthodont dentition. *Breviora.* Cambridge (Mass.), 1963, n° 187, p. 1-13, 1 tahl.

CHASE, J. N., 1965. — *Neldasaurus wrightae*, a new Rachitomous lahyrinthodont from the Texas lower Permian. *B. Mus. Comparat. Zool. Harvard Univ.*, vol. 133, n° 3, pp. 153-225, 16 fig., 5 pl.

CORROY, G., 1928. — Les Vertébrés du Trias de Lorraine et le Trias lorrain. *Ann. Paléont.*, t. XVII, pp. 83-136, 14 fig., 5 pl.

Source : MNHN, Paris

Cosgriff, J. W., 1965. — A new genus of Temnospondyli from the Triassic of Western Australia. *Journal of the Royal Society of Western Australia*, vol. 48, part. 3, pp. 65-90, 13 fig.

Dechaseaux, C., Piveteau, J., 1955. — Sterospondyli. *In :* J. Piveteau. *Traité de Paléontologie*, t. IV, pp. 136-172, 37 fig., Paris, Masson, 1955.

Dechaseaux, C., Piveteau, J., 1955. — Trematosauria. *In :* J. Piveteau. *Traité de Paléontologie*, t. IV, pp. 126-135, 11 fig., Paris, Masson, 1955.

Devillers, Ch., 1956. — Problèmes d'origine et d'homologie des constituants du crâne dermique. *Colloque international C.N.R.S. Avril 1955*, pp. 17-25, Ed. du C.N.R.S., Paris.

Devillers, Ch., Cousin, J., 1968. — Les os dermiques crâniens des Poissons et des Amphibiens. Points de vue embryologiques sur les « territoires osseux » et les « fusions ». *In :* Currents Problems of Lower Vertebrate Phylogeny, pp. 413-428, 4 fig., edited by Tor Orvig-Almquist & Wirksell. Stockholm, 1968.

Dutuit, J. M., 1965. — Découverte de Dicynodontes (Reptiles Thérapsides) dans le Trias du couloir d'Argana (Atlas occidental marocain). *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 260, n° 12, pp. 3447-3448.

Dutuit, J.-M., 1967. — Gisements de Vertébrés triasiques de l'Atlas marocain. *In :* Problèmes actuels de Paléontologie (Évolution des Vertébrés). *Colloque international n° 163 du C.N.R.S.* Éditions du C.N.R.S., Paris, pp. 427-428.

Dutuit, J.-M., 1970. — Quelques aspects techniques des recherches sur les Vertébrés triasiques de l'Atlas occidental. *Soc. Sci. Nat. et Phys. Maroc.*, t. 50, pp. 9-25, 3 fig., 3 pl.

Dutuit, J.-M., 1972 *a*. — Découverte de pleurocentres dans les vertèbres de Stégocéphales métoposauridés. *C. R. Acad. Sci. Paris*, t. 274, pp. 536-537.

Dutuit, J.-M., 1972 *b*. — Un nouveau genre de Stégocéphale du Trias supérieur marocain : *Almasaurus habbazi*. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 72 (Science de la Terre 11) : 73-81.

Dutuit, J.-M., 1974. — Caractères généraux des gisements triasiques marocains. *Annals of the Geological Survey of Egypt*, vol. IV (pp. 1-8).

Dutuit, J.-M., 1975. — En cours d'impression. Notions de spécialisation et de stade évolutif chez les Almasauridés et les Métoposauridés. *In :* « Colloque n° 218 du C.N.R.S. sur l'évolution des Vertébrés » (1973).

Dutuit, J.-M. et Heyler, D., 1975. — En cours d'impression. Présence de cellules d'évidement dans les os de l'arrière-crâne de deux Stégocéphales triasiques. *In :* « Colloque n° 218 du C.N.R.S. sur l'évolution des Vertébrés » (1973).

Efremov, J. A., 1929. — *Benthosuchus sushkini*. Ein neuer Labyrinthodont der permotriasischen Ablagerungen der Scharschenga Fluner, Nor Düna Gouvernment, *Bull. Acad. Sci. URSS*, Cl. Math.-Nat., n° 8.

Ecker, A., Wiedersheim, R., Gaupp, E., 1904. — Anatomie des Frosches. III. Abt. Braunschweig, 1904.

Epker, B. N. end Frost, H. M., 1965. — A histological study of remodeling at the periosteal haversian canal, cortical endosteal, and trabecular endosteal surfaces in human rib. *Anatomical Record*, 152, 2 : 129-135, juin 1965.

Fraas, F., 1889. — Die Labyrinthodonten der schwäbischen Trias. *Paleontographica*, vol. 36, pp. 1-158, 17 pl.

Fraas, F., 1896. — Die Schwäbischen Trias-Saurier. *Mitt. K. Natur. Cabinet*, Stuttgart, vol. 5, pp. 1-18.

Fraas, F., 1913. — Neue Labyrinthodonten aus der Schwäbischen Trias. *Palaontographica*, vol. 60.

Francis, E. T. B., 1934. — The Anatomy of the Salamander, 381 p., 25 pl., *Clarendon Press*, Oxford.

Frost, H. M., 1963. — Dynamics of Bone remodeling. International Symposium on Bone Biodynamics. Mars 1963, 18, 315-333.

Gonnel, F., 1957. — Neue Untersuchungen über die Entwicklung des Warzenfortsatzes und seiner Pneumatisation. *Archiv. Ohren. usw, Heilk. u. Z. Hals. usw. Heilk.*, 172, (1-56), 1957.

Haughton, S. H., 1915. — On the genus *Rhinesuchus* Broom, with notes on the described species. *Ana. South African Mus.*, vol. 12, 1915, pp. 65-77, 1 fig., 1 pl.

Haughton, S. H., 1925. — Descriptive catalogue of the Amphibia of the Karroo System. *Ann. South African Mus.*, vol. 22, pp. 227-261, 19 text-fig.

Huene, F. von, 1920. — Gonioglyptus, ein alttriassischer Stegocephale aus Indien. *Acta Zool.*, vol. 1, pp. 433-464.

Huxley, T. H., 1865. — On vertebrate fossils from the Panchet Rocks near Ranigunj, Bengal. *Palaeontologica Indica*, 3-24, 6 pl.

Source : MNHN, Paris

S. L., Jain, P. L. Robinson, T. K. Roy Chowdhury, 1964. — A new vertebrate fauna from the Triassic of the Deccan, India. *Quaterly Journal*, n° 477, vol. 120, Part 1.

Jarvik, E., 1942. — On the structure of the snout of Crossopterygians and Lower Gnathostomss in general. *Zool. Bidrag. from Upsala*, vol. 21, Upsala, 1942, 675 p., 87 fig., 17 pl.

Jarvik, E., 1962. — Les Porolépiformes et l'origine des Urodèles. *In Colloque International du C.N.R.S.*, n° 104. « Problèmes actuels de Paléontologie (Évolution des Vertébrés) », 1961, pp. 87-101, 6 fig., publié par Éditions du C.N.R.S., Paris, 1962.

Kitching, J. W., 1958. — A New small stereospondylous labyrinthodont from the Triassic beds of South Africa. *Palaeontologica Africana*, 5 : 67-82, 19 fig.

Knese, K. H., 1963. — Zell- und Faserstruktur des Knochengewebes. *Acta Anat.*, 53 : 369-394 (1963).

Kusmin, T. M., 1935. — Lower Triassic Stegocephalian from the northern part of the Oka-Tsna ridge. *Trematosuchus weidenbaumi* nov. sp. *Ann. Soc. Pal. Russie*, t. 10, pp. 39-48, 1931-1938, Léningrad-Moscour, 1935.

Lehman, J. P., 1955. — Rachitomi. *In :* J. Piveteau. *Traité de Paléontologie*, t. IV, pp. 67-125, 56 fig., Paris, Masson, 1955.

Lehman, J. P., 1957. — Les Stégocéphales sahariens. *C. R. Ac. Sc.*, t. 245 et *Annales de Paléontologie*, t. XLIII, pp. 139-145, 3 pl.

Lehman, J. P., 1961. — Les Stégocéphales du Trias de Madagascar. *Annales de Paléontologie*, t. XLVII, pp. 111-154, 22 fig., 20 pl. h.-t.

Lehman, J. P., 1966. — Nouveaux Stégocéphales de Madagascar. *Annales de Paléontologie*, t. LII, fasc. 2, pp. 117-139, 9 fig., 8 pl. h.-t.

Lehman, J. P., 1968. — Remarques concernant la phylogénie des Amphibiens. Nobel Symposium 4. current problems of lower Vertebrate phylogeny. *Almqvist & Wiksell*, Stockholm, 1968, pp. 307-315, 6 fig.

Lehman, J. P., 1967. — Remarques concernant l'évolution des Labyrinthodontes. *In :* « Problèmes actuels de Paléontologie (Évolution des Vertébrés) », *Colloque du C.N.R.S.*, n° 163, Édit. C.N.R.S., pp. 215-222, 4 fig.

Lydekker, R., 1882. — On some Gondwana labyrinthodonts. *Rec. Geol. Surv. India*, vol. 15, part f, pp. 24-28, 1 pl.

Lydekker, R., 1885. — The Labyrinthodonts from the Bijori Group. Indian pretertiary vertebrata. *Paleontologia Indica*, Ser. IV, vol. I, Part 4, 4 pl., pp. 1-16.

Lydekker, R., 1885. — The Reptilia & Amphibia of the Maleri & Denwa groups. Indian pretertiary vertebrata. *Paleontologia Indica*.

Minner, R. W., 1925. — The pectoral limb of *Eryops* and other primitive Tetrapods. *Bull. of Am. Mus. Nat. Hist.*, vol. LI, pp. 145-312, 104 fig.

Nielsen, E., 1955. — *Tupilakosaurus*. *In :* Piveau J., *Traité de Paléontologie*, vol. 4, 1955, pp. 224-226, 3 fig., Masson, Paris.

Nilsson, T., 1939. — Cleithrum und Humerus der Stegocephalen und recenten Amphibien auf Grund neuer Funde von *Plagiosaurus depressus* Jaekel. *Acta Univ. Lund.*, vol. 35.

Nilsson, T., 1942. — *Sassenisaurus*. A new genus of Eotriassic Stegocephalians from Spitzbergen. *Bull. Geol. Inst Univ. Upsala*, vol. 30, 1942.

Nilsson, T., 1943. — On the Morphology of the lower Jaw of Stegocephalia with spscial Reference to Eotriassic Stegocephalians from Spitzbegen. I. Descriptive part. Stockholm, *Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens handlingar*, 3e série, vol. 20, n° 9, pp. 1-46.

Nilsson, T., 1944. — On the Morphology of the Lower Jaw of Stegocephalia with special reference to Eotriassic Stegocephalians from Spitzbergen. II. General Part. 34 fig. *Kungl. Svenska Vetensk. Handlingar*, 3e série, Band 21, n° 1, pp. 1-70.

Nilsson, T., 1946. — On the genus *Peltostega* Wiman and the classification of the Triassic Stegocephalians. *Kungl. Svenska Vetensk. Handlingar*, (3), vol. 23.

Nopcsa, F., 1934. — The influence of geological and climatological factors on the distribution of non-marine fossils reptiles and Stegocephalia. *Quart. Jour. Geol. Soc. London*, vol. 90, pp. 76-140.

Olsen, R. — Size relations in the limb bone of *Buettneria perfecta*. *Journ. Pal.*, vol. 25, n° 4, pp. 520-524, 3 text-fig., 1951.

Source : MNHN, Paris

Parrington, F. R., 1949. — A theory of the relations of lateral lines to dermal bones. *Proc. Zool. Soc. London*, vol. 119.

Parrington, F. R., 1948. — Labyrinthodonts from South Africa. *Proc. Zool. Soc. London*, vo. 118.

Piveteau, J., 1928. — Études sur quelques Amphibiens et Reptiles fossiles. *Ann. de Paleont.*, vol. 17, pp. 23-47.

Riabinin, A. N., 1927. — *Trematosuchus* (?) *Yakovlevi* nov. sp. from the Lower Triassic deposits in the surroundings of Rybinsive. *Bull. Com. Geol. St Petersbourg*, vol. 45, nº 5, pp. 519-528.

Riabinin, A. N., 1930. — A Labyrinthodont Stegocephalian *Wetlugasaurus angustifrons* nov. gen., nov. sp., from the lower Triassic of Vetlugaland in northern Russia. *Ann. Soc. Pal. Russie*, vol. 8, 1930, pp. 49-76, 9 6g., 5 pl.

Ricqles, A. de. 1975. — Recherches paléohistologiques sur les os longs des Tétrapodes. VII. Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des Tétrapodes (première partie). *Annales de Paléontologie.*, t. 61, fasc. 1, pp. 51-81, 21 6g., 9 pl.

Ricqles, A. de, — (A paraître aux *Ann. Pal.*). Recherches paléohistologiques sur les os longs des Tétrapodes. VI. Stégocéphales.

Robinson, P. L., 1967. — Triassic Vertebrates from Lowland and Upland. *Science and Culture*, vol. 33, pp. 169-173, April.

Romer, A. S., 1922. — The locomotor apparatus of certain primitive and mammal-like Reptiles. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, vol. XLVI, pp. 517-606, 7 fig., 20 pl.

Romer, A. S., 1947. — Review of the Labyrinthodontia. *Bull. Mus. Comp. Zool. at Harvard College. Cambridge*, vol. 99, nº 1, pp. 3-368, 48 6g.

Romer, A. S., 1966. — Vertebrate Paleontology. *University of Chicago Press*. 4th impression.

Romer, A. S., 1969. — The animal anatomy of the permian amphibian Pantylus. *Breviora*, nº 314, pp. 1-37, 16 fig., Cambridge, 31/3/1969.

Romer, A. S., 1969. — A temnospondylous Labyrinthodont from the Lower Carboniferous. *Kirthlandia*, nº 6, pp. 1-20, 7 fig., 14/3/1969.

Saban, R. 1964. — Sur la pneumatisation de l'os temporal des Primates adultes et son développement ontogénique chez le genre *Alouatta* (Platyrhinien). *Morphol. Jahr.*, t. 106, pp. 569-593, 3 6g., 5 pl.

Saban, R., 1972. — Qu'est-ce que le proatlas ? *Ouest Medical*, 25, 15, 1391-1424, 34 fig.

Roy Chowdhury, 1965. — A new Metoposaurid Amphibian from the upper Triassic Maleri formation of Central. India. *Phil. Trans. of Roy Soc.* Series B, vol. 250, B. 761.

Säve-Söderbergh, G., 1935. — On the dermal bones of the Head in Labyrinthodont Stegocephalians and primitive Reptilia. 1935. *Meddeleser om Grøland udgivne af ... kommissionen for videnskabelige undersøgels i Grønland*. Bd. 98, nº 3.

Säve-Söderbergh, G., 1936. — On the Morphology of the triassic Stegocephalians from Spitzbergen and the interpretation of the endocranium in the Labyrinthodonts. *Kungl. Sv. Vet. Akad. Handlingar*, vol. 16, nº 1, 1936.

Säve-Söderbergh, G., 1937. — On the dermal skull of *Lyrocephalus*, *Aphaneramma*, and *Benthosuchus*, Labyrinthodonts from the Triassic of Spitzbergen and North Russia. *Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala*, vol. 27, 1937.

Säve-Söderbergh, G., 1945. — New data on the Endocranium of Triassic Labyrinthodontia. *Arkiv. för Zoologi*, vol. 36, A, nº 9, pp. 1-9, 2 6g.

Sawin, H. J., 1941. — The cranial anatomy of *Eryops megalocephalus*. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, vol. 86, pp. 407-463.

Sawin, H. J., 1945. — Amphibians from the Dockum Triassic of Howard County, Texas. *Univ. Texas Publ.*, nº 4401, 1945, p. 361.

Shishkin, M. A., 1960. — Yarengiidae, a new family of the Triassic Labyrinthodonts. *Paleontologischesky Zhurnal*, Moscou, 1960, nº 1, pp. 97-106, 3 fig. (en russe).

Shishkin, M. A., 1960. — Un nouveau Trématosaure triasique, *Inflectosaurus amplus*, *Paleontologischesky Zhurnal*, 1960, nº 2, pp. 130-148, 10 6g.

Shishkin, M. A., 1961. — Nouvelles données sur *Tupilakosaurus*. *Travaux de l'Académie des Sciences de l'U.R.S.S.* 1961, t. 136, nº 4, pp. 938-941, 4 6g.

Source : MNHN, Paris

Shishkin, M. A., 1966. — Brachyopid labyrinthodont from the Triassic of Russian Platform. *Paleontol. Zhurn.*, nº 2, pp. 93-108, 8 fig. (en russe).

Shishkin, M. A., Otchev, V. G., 1966. — Sur un problème de l'évolution de l'endocrâne chez les Amphibiens anciens (en russe). *Trav. Ac. Sc. de l'U.R.S.S.*, t. 169, nº 5, pp. 1167-1170, 2 fig.

Shishkin, M. A., 1967. — Les Plagiosaures dans le Trias de l'U.R.S.S. *Paleontol. Zhurn.*, nº 1, pp. 92-99, 4 fig.

Shishkin, M. A., 1968. — On the cranial arterial system of the Labyrinthodontes. *Acta Zoologica*, Stock, 1968, vol. 49, nº 1-2, pp. 1-22, 7 fig.

Stadtmuller, F., 1936. — Kranium und Visceralskelett der Stegocephalen und Amphibien. *In* Bolk L., Göppert E., Kallius E., Lubosch W., *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*. Bd IV. Skelettsystem 1. Urban & Schwarzenberg. Berlin & Wien, pp. 500-698, 149 fig.

Stensio, E. A., 1947. — The sensory lines and damal bones of the cheek in Fisches and Amphibians. *Kungl. Svenska Vetenskap. hand.*, 3e série, t. 24, nº 3, pp. 1-195, 38 fig., Stockholm, 1947.

Tatarinov, L. P., 1966. — Basipterygoid articulation and vidian canal in Therapsids. *Paleont. Zhurn.*, nº 1, pp. 101-115 (en russe).

Watson, D. M. S., 1917. — The evolution of the Tetrapod Schoulder Girdle and Fore Limb. *Journ. Anat.*, Lll, part. I, pp. 1-95, 16 fig.

Watson, D. M. S., 1919. — The structure, evolution, and origin of the Amphibia. The « orders » Rachitomi and Stereospondyli. *Philos. Transac. Soc.* London, B., vol. 209, 27 p., 39 fig.

Watson, D. M. S., 1926. — Croonian lecture. The evolution and origin og the Amphibia. *Philos. Trans. Roy. Soc. London* (B), vol. 214, pp. 189-257, 39 fig.

Watson, D. M. S., 1942. — On Permian and Triassic Tetrapods. *Geological Magazine*, vol. 79, nº 2, p. 81, 1942, pp. 81-116.

Watson, D. M. S., 1956. — The Brachyopid Labyrinthodonts. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Geology*, 2 (8) : 318-391.

Watson, D. M. S., 1958. — A new Labyrinthodont (*Paracyclotosaurus*) from the upper Trias of New South Wales. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist.* London.

Watson, D. M. S., 1962. — The evolution of the Labyrinthodonts. *Phil. Trans.* (B) 245 : 219-265.

Welles, S. P., 1947. — Vertebrates from the Upper Moenkopi formation of Northern Arizona. *Univ. Calif. Publ. Bull. Dept. Geol. Sc.*, vol. 27, nº 7, pp. 241-294, plates 21 et 22, 38 fig. in text, 1 map.

Welles, S. P., Cosgriff, J. W., 1965. — A revision of the Labyrinthodont Family Capitosauridae. And a Description of *Paratosaurus peabodyi*, N. Sp. from the Wupatki Member of the Moenkopi Formation of Northern Arizona. *Univ. of Calif. Publ. Geol. Sc.*, vol. 54, serie 7, 148 p., 1 pl., 48 fig., 3 tabl.

Williston, S. W., 1910. — New Permian Reptiles : rhachitomous vertebrae. *J. of Geol.*, oct.-nov. 1910, nº XVIII, pp. 585-600, 3 fig., 1 pl.

Wilson, J. A., 1941. — An interpretation of the skull of *Buettneria*, with special reference to the cartilages and soft parts. *Contr. Mus. Paleont. Univ. Michigan*, vol. 6, 1941.

Wilson, J. A., 1948. — A small amphibian from the Triassic of Howard County, Texas, *J. Paleont*, 22 : 359-361, 1 pl. phot.

Wiman, C., 1910. — Ein paar Labyrintbodontenreste aus der Trias Spitzbergens. *Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala*, vol. 9, pp. 34-40, 2 fig., 1 tabl.

Wiman, C., 1913. — Uber das Hinterbaupt der Labyrinthodonten. *Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala*, XII, p. 1.

Wiman, C., 1915. — Uber die Stegocephalen aus der Trias Spitzbergens. *Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala*, vol. 13-I, pp. 1-34, tafel. I-IX.

Wiman, C., 1916. — Neue Stegocephalenfunde aus dem Posidonomyaschiefer Spitzbergens. *Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala*, vol. XIII, 2, pp. 209-222, 4 fig., pl. XV et XVI.

Yakoviev, N., 1918. — La faune triasique des Vertébrés de la série des roches bigarrées des gouvernements de Vologda et de Kostroma. *Petrograd. Soc. Russe de Mineral. Mém.*, sér. 2, vol. 51, 1923, pp. 337-360, 2 pl.

Source : MNHN, Paris

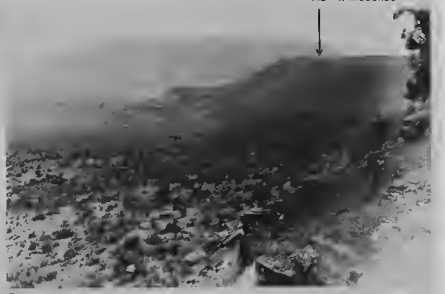
Source : MNHN, Paris

PLANCHES

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

1



2

3

4

PLANCHE I. — 1) Vue sensiblement NW-SE de la vallée Irohalène centrée sur le niveau des schistes et grès de l'Asif Irohalène. — 2) Vue approximativement de même orientation de la vallée Irohalène centrée sur le sommet du t_a, coiffé des grès de Tadrart Ouadou. — 3) Butte d'où provenaient les premiers fragments osseux recueillis par F. Duffaud (sommet du t^a). — 4) Petit col de Talaint. Au fond et à gauche, butte figurée sur la photographie 3.

BIBLIOTHÈQUE MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

1

2

3

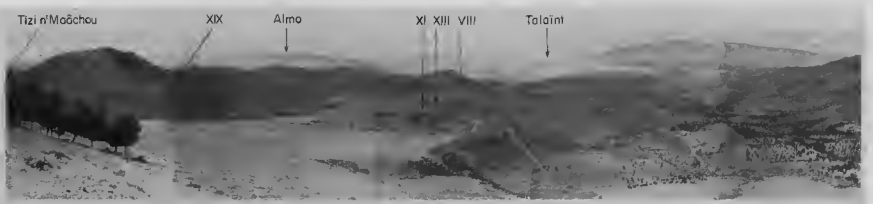
4

5

6

PLANCHE II. — 1) Au premier plan, site du gisement XI au début de son exploitation (1963). — 2) Gisement XI vu en enfilade, du haut vers le bas. — 3) Gisement XIII. — 4) Gisement XIII. Plan de fouilles. A, B, C : tranches successives d'exploitation. La travée C est au début de son exploitation. — 5) Éboulis, dans le ravin sous-jacent au gisement XIX (ce dernier est sur la médiane verticale, en haut). — 6) Tentative de localisation du banc de grès fossilifère sans du gisement XIX (le dos et au centre M. Laaroussi, découvreur du gisement).

Source : MNHN, Paris



3

PLANCHE III. — 1) Panorama de la vallée Irohaléne vu depuis le Jebel Maâchou, d'un endroit situé à proximité de la maison forestière (direction approximative E-SE/W-NW). — 2) Falaise d'Imsiln. — 3) Gisement XI en fin d'exploitation (1967) vu du bas et vers le haut.

MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE PARIS

Source : MNHN, Paris

1

2

3

4

5

PLANCHE IV. — 1) Messieurs Laaroussi (à gauche) et Azeroual (à droite) en octobre 1974. — 2) Messieurs Habbaz (à gauche) et Ouazzou (à droite) en 1968. — 3) Niveau décoloré à *Ceratodus* et *Estheria* du gisement X (extrémité nord du couloir d'Argana, base des schistes et grès de l'Assif Irohalène). — 4) Vue en plan d'une partie du plan de fouille, sur le gisement XIII. On remarquera la densité des pièces osseuses, là où le travail est au stade du dégagement (le centre). On y reconnaît 5 crânes (flèches). — 5) Vue du plan de fouilles. Un grand ensemble de fossiles est en cours de plâtrage.

Source : MNHN, Paris

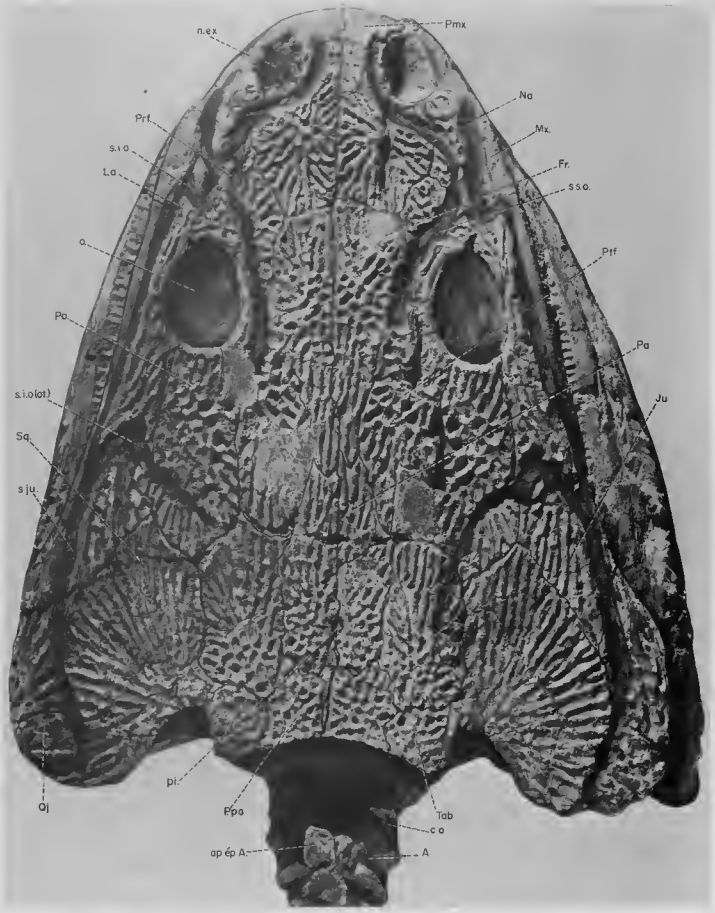


PLANCHE V. — *Metoposaurus ouazzoui*. Toit crânien du spécimen XHI/13/66 (I). (× 2/3). *Ab.* — A. : atlas ; ap.ép.A. : apophyse épineuse de l'atlas ; c.o. : condyle occipital ; Fr. : frontal ; Ju. : jugal ; La. : lacrymal ; Mx. : maxillaire ; Na. : nasal ; n.ex. : narine externe ; O. : orbite ; Pa. : pariétal ; Pmx. : prémaxillaire ; pi. : foramen pinéal ; Po. : post-orbitaire ; P.pa. : post-pariétal ; Prf. : préfrontal ; Ptf. : post-frontal ; Qj. : quadrato-jugal ; s.i.o. : sillon infra-orbitaire ; s.i.o.(ot.) : partie otique du sillon infra-orbitaire ; s.ju. : sillon jugal ; Sq. : squamosal ; Tab. : tubulaire.

BIBLIOTHÈQUE MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

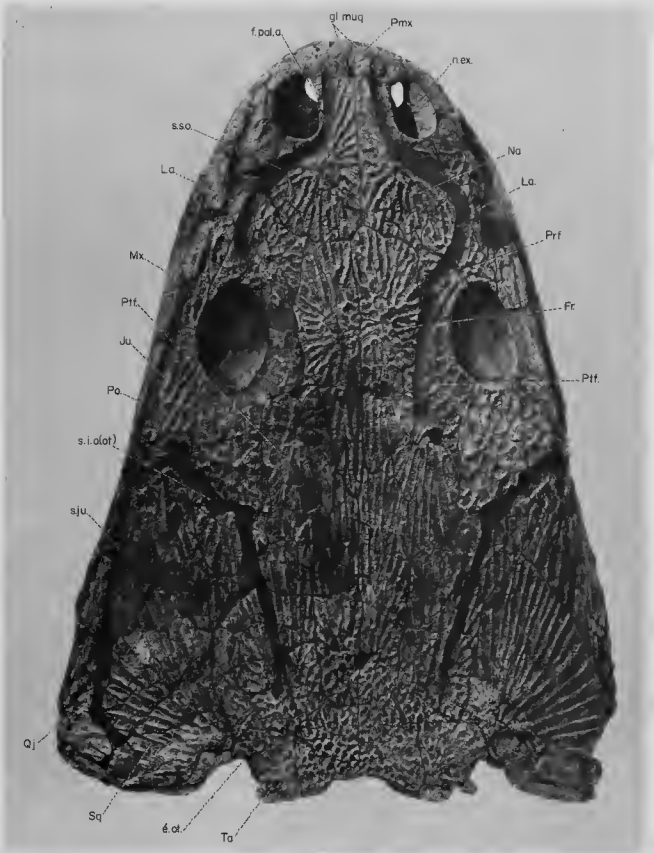


PLANCHE VI. — *Metoposaurus ouazzoui*. Toit crânien. Spécimen XIII/36/66. (× 1/3 environ). — Mêmes abréviations que pour la planche V.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VII. — *Metoposaurus ouazzoui*. — A) Toit crânien du spécimen XIII/18/66. (× 1/2). — B) Toit crânien du spécimen XI/16/66. (× 1/3 environ).

Source : MNHN, Paris

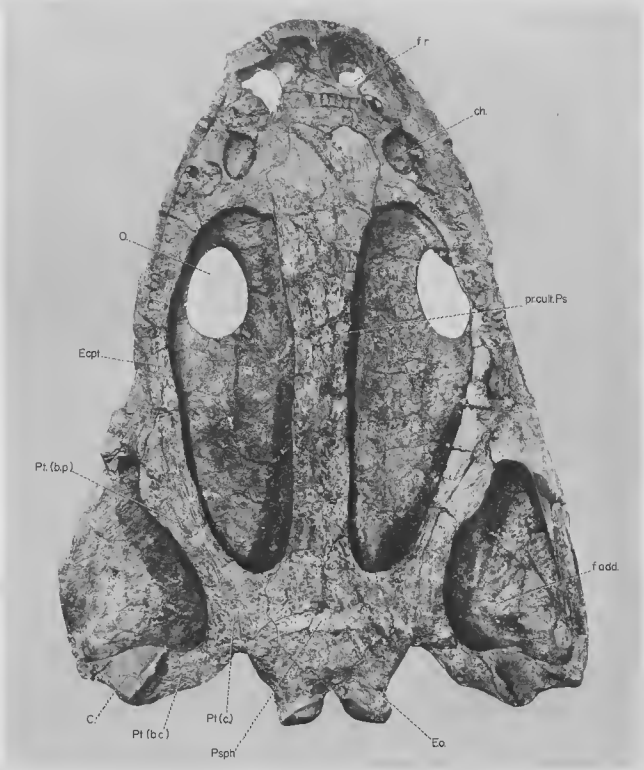


PLANCHE VIII. — *Metoposaurus ouazzoui*. Palais du spécimen XIII/14/66. (2). (X 1/3 environ). *Ab.* — C. : carré; ch. : choane; Ecpt. : ectoptérygoïde; Eo. : exoccipital; f.add. : fosse de l'adducteur; f.r. : fenêtre rostrale; pr. cult.Ps. : processus cultriforme du parasphénoïde; Psph. : parasphénoïde; Pt.(b.c.) : branche carrée du ptérygoïde; Pt.(b.p.) : branche palatine du ptérygoïde; Pt.(c.) : corps du ptérygoïde.

Source : MNHN, Paris

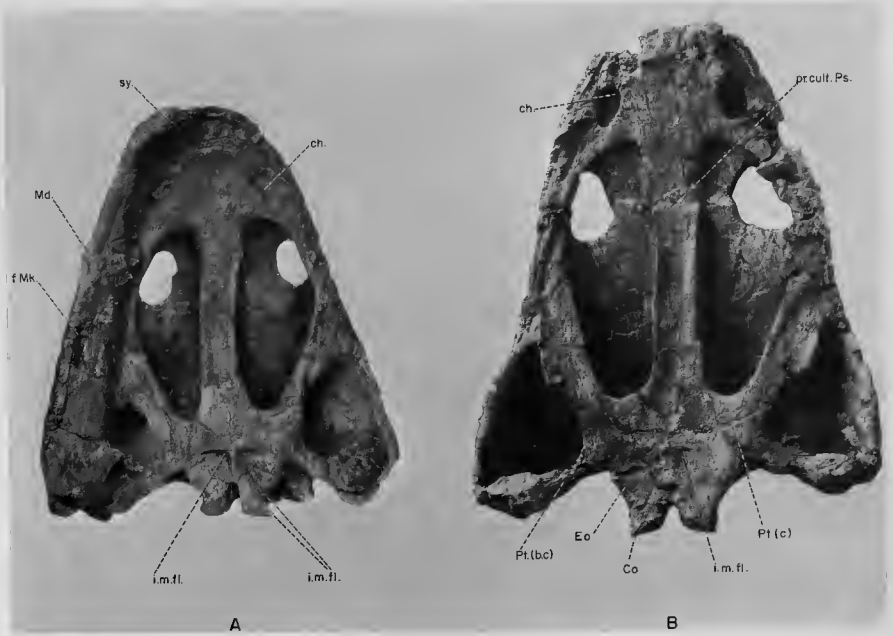


PLANCHE IX. — *Metoposaurus ouazzoui*. — A) Face palatine du spécimen XIII/14/66 (4). (× 0,25 environ). — B) Face palatine du spécimen XIII/14/66 (5). (× 0,4 environ). *Ab.* — Les mêmes que pour la planche VIII, avec en plus : f.Mk. : fenêtre de Meckel : i.m.fl. : insertion des muscles fléchisseurs du crâne; Md. : mandibule; Sy. : symphyse.

PLANCHE IX

Source : MNHN, Paris

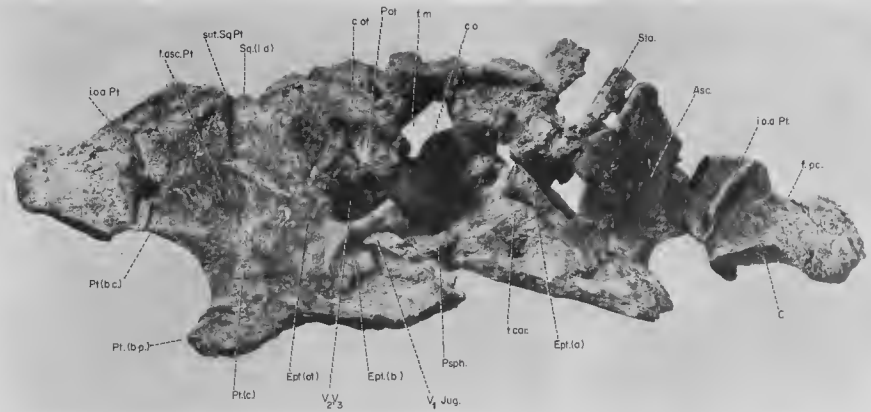


PLANCHE X. — *Metoposaurus ouazzoui*. Spécimen y. Endo- et arrière-crâne vus de l'avant. Le toit crânien a été réséqué. (× 2/3 environ). *Ab.* — Asc. : complexe ascendant ; C. : carré ; c.o. : condyle occipital ; c.ot. : capsule otique ; Ept.(a). : processus ascendant de l'épiptérygoïde ; Ept.(b). : processus basal de l'épiptérygoïde ; Ept.(ot.) : processus otique de l'épiptérygoïde ; f.m. : foramen magnum ; f.pc. : bord inférieur de la fenêtre palato-carrée ; l.o.a.Pt. : insertion de l'ossification antérieure de l'épiptérygoïde ; l.asc.Pt. : lamelle ascendante du ptérygoïde ; P.ot. : prootique ; Psph. : parasphénoïde ; Pt.(b.c.) : branche carrée du ptérygoïde ; Pt.(b.p.) : branche palatine du ptérygoïde ; Pt.(c.) : corps du ptérygoïde ; Sq.(l.d.) : lame descendante du squamosal ; Sta. : stapes ; sut.Sq.Pt. : suture squamoso-ptérygoïdienne ; t.car. : tunnel de la carotide interne ; VI.jug. : sortie du nerf VI et entrée de la veine jugulaire ; V2-V3 : orifice de sortie des nerfs V2 et V3.

Source : MNHN, Paris

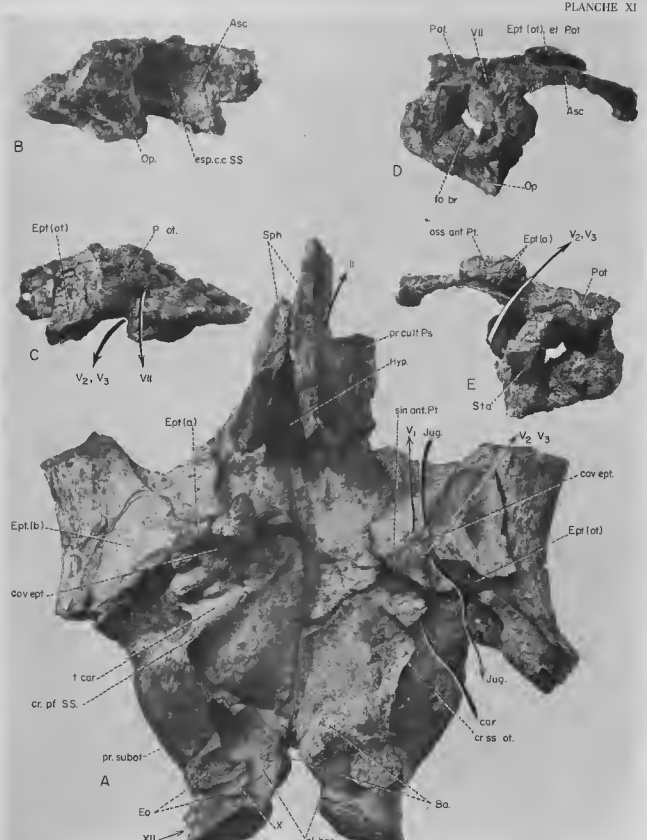


PLANCHE XI. — *Metoposaurus ouazzoni*. Spécimen x. — A) Plancher endocrânien. La plaque basale de l'épiptérygoïde droit est en place ainsi que l'épiptérygoïde gauche. Les sphénethmoïdes sont en connexion avec le processus cultriforme du parasphénoïde. — Ont été réséqué : les branches carrées du ptérygoïde et les complexes ascendants. Les capsules otiques. Les opisthotiques. Les complexes occipitaux (processus supérieur de l'exoccipital et supra-occipital). *Ab.* — Bo. : basioccipital; car. : trajet de la carotide interne; cav.ept. : cavum epiptericum; cr.pf.SS. : crête parafenestrale de Säve-Söderbergh; cr.ss.ot. : crête sous-otique; Eo. : exoccipital (ici, section des processus supérieurs : vertical et parotique); Ept.(a.) : processus ascendant de l'épiptérigoïde; Ept.(b.) : processus basal de l'épiptérigoïde; Ept.(ot.) : processus otique de l'épiptérigoïde; Hyp. : loge hypophysaire; Jug. : trajet de la jugulaire interne; pl.bas. : plaque basale de l'exoccipital; pr.cul.Ps. : processus cultriforme du parasphénoïde; pr.subot. : processus sub-otique de l'exoccipital; sin.ant.Pt. : sinus ptérygoïdien antérieur; Sph. : sphénethmoïde; t.car. : tunnel de la carotide; H, VI, V2-V3, X, XII : trajet des nerfs correspondants. — B/B.C.D.E. : ensemble otique droit comprenant : une partie du prootique en avant, l'opisthotique en arrière, la capsule otique entre les deux. — B. : vue postérieure; C. : vue antérieure; D. : vue de dessus.E. : vue de dessous. *Ab.* — Comme ci-dessus, avec, en plus : esp.c.c.s.s. : espace crânio-carré de Säve-Söderbergh; Op. : opisthotique; P.ot. : prootique; Sta. : stapes (ici, tête du stapes); VII. : sortie du nerf VII.

BIBLIOTHÈQUE MUSÉUM

Source : MNHN, Paris

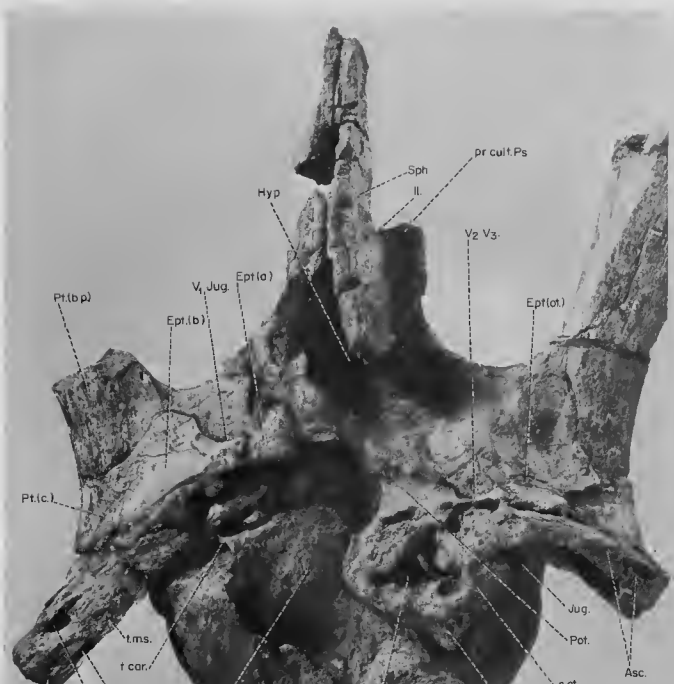


PLANCHE XII. — *Metopasaurus ouazzoui*. Partie endocrânienne du spécimen x. Comme sur la planche XI A il s'agit du plancher endocrânien, avec en plus : un fragment antérieur du sphénethmoïde, la partie proximale de la branche carrée du ptérygoïde gauche, la partie proximale de la branche palatine du ptérygoïde droit. En outre, la capsule otique droite a été réinsérée, ainsi que la partie attenante du complexe ascendant droit. (× 3/4). *Ab.* — Mêmes abréviations qu'en XI, avec, en plus : Asc. : complexe ascendant ; cell. : cellules d'évidement de la branche carrée du Ptérygoïde ; c.ot. : capsule otique ; fo.br. : fosse de Bridge ; Jug. : orifice de sortie de la veine jugulaire ; Pt.(b. p.) : branche palatine du ptérygoïde ; sin.post.Pt. : sinus ptérygoïdien postérieur ; t.m.s. : tubérosité méso-sinusale ; VI Jug. : orifice d'entrée de la Jugulaire et de sortie du nerf VI ; X : tunnel du nerf X dans l'exoccipital ; II. XII : orifices de sortie des nerfs II et XII.

Source : MNHN, Paris

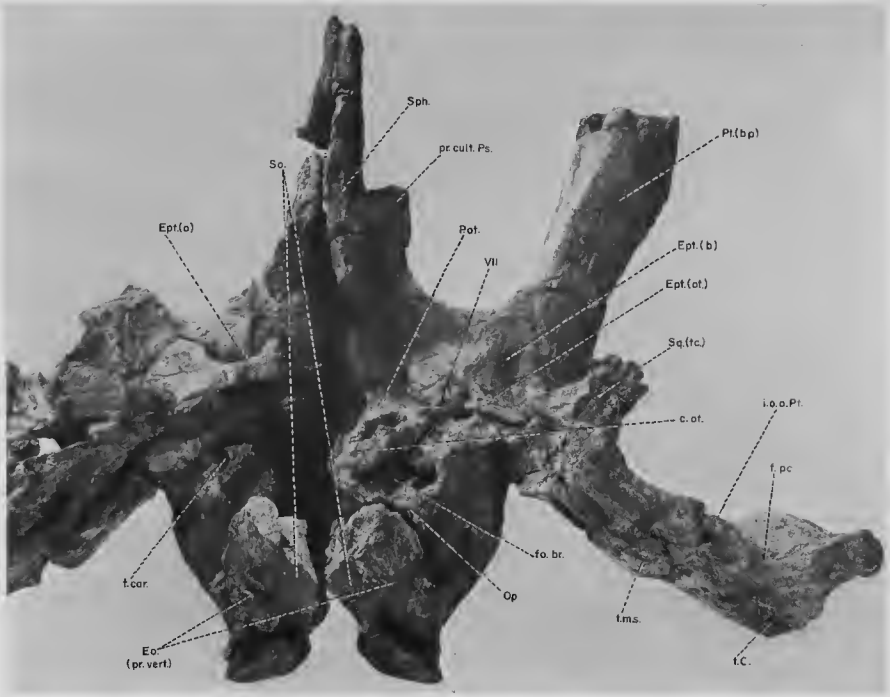


PLANCHE XIII. — Metoposaurus ouazzoui. Partie endocrânienne du spécimen x. Il s'agit de la même pièce anatomique que sur la planche précédente mais avec remise en place des processus exoccipitaux supérieurs et des complexes ascendants droit et gauche. (× 7/10 environ). *Ab.* — Ce sont les mêmes que pour les planches XI et XII, avec en plus : Eo(pr.vert.) : processus verticaux de l'exoccipital ; f.pc. : fenêtre palato-carrée ; Sq.(t.c.) : squamosal (toit crânien) ; t.C. : tubérosité du carré.

Source : MNHN, Paris

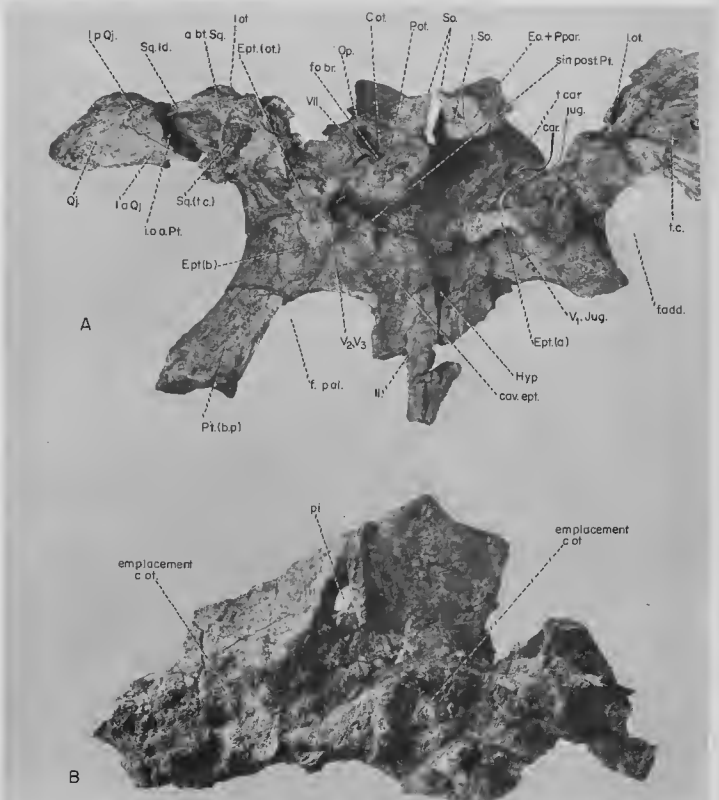


PLANCHE XIV. — *Metoposaurus ouazzoui*. — A) Crâne x. Même pièce anatomique que sur la planche précédente mais en vue antéro-supérieure. (× 1/2 environ). Mêmes abréviations que pour la planche XIII, avec en plus : a.bt. Sq. : Arc-boutant du squamosal ; Eo+Ppar. : Processus parocipital de l'exoccipital ou processus supra-occipital du post-pariétal ; f.add. : fosse de l'adducteur de la mandibule ; f.pal. : fenêtre palatine ; l.o.a.Pt. : insertion de l'ossification antérieure du ptérygoïde ; l.So. : insertion du supra-occipital cartilagineux ; l.a.Qj. : lamelle antérieure du quadrato-jugal ; l.ot. : lamelle otique ; l.p.Qj. : lamelle postérieure du quadrato-jugal ; Qj. : quadrato-jugal ; So. : supra-occipital ; Sq.(t.d.) : lame descendante du squamosal ; Sq.(t.c.) : toit crânien, partie dermique du squamosal ; t.c. : toit crânien. — B) Crâne y. Plafond de l'endocrâne (face ventrale de la partie postérieure du toit crânien). (× 3/4). *Ab.* — c.ot. : capsule otique ; pi. : trou pinéal.

Source : MNHN, Paris

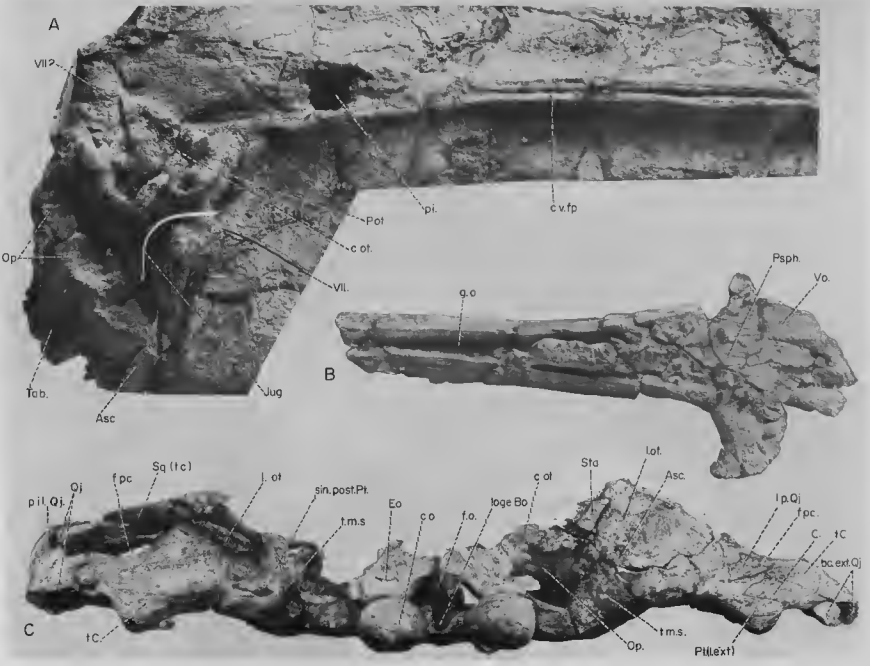


PLANCHE XV. — *Metoposaurus ouazzoui*. — A) Spécimen x. Face ventrale du toit crânien et face ventrale de la capsule otique gauche. (× 3/4 environ). *Ab.* — Asc. : complexe ascendant ; c.ot. : capsule otique ; c.v.fp. : carène ventrale fronto-pariétale ; Jug. : trajet de la jugulaire ; Oj. : opisthotique ; pi. : trou pinéal ; P.ot. : prootique ; Tab. : tabulaire ; VII ? : trajet présumé du nerf facial matérialisé par une tige de laiton. — B) Spécimen x. Face forsale de la partie antérieure du processus cultriforme du parasphénoïde. (× 3/8 environ). *Ab.* — g.o. : gouttière olfactive ; Psph. : parasphénoïde ; Vo. : vomer. — C) Face postérieure du crâne X, toit crânien reséqué. (× 1/2 environ). *Ab.* — Celles du XV A, avec en plus : bc.ext.Qj. : bre externe du quadrato-jugal ; C. : carré ; c.o. : condyle occipital ; Eo. : exoccipital ; f.m. : foramen magnum : f.pc. : fenêtre palato-carrée ; loge Bo. : loge du basioccipital ; l.ot. : lamelle otique ; l.p.Qj. : lamelle postérieure du quadrato-jugal ; pil.Qj. : pilier du quadrato-jugal ; Pt.(l.ext.) : lamelle externe du quadrato-jugal ; sin.post.Pt. : sinus ptérygoïdien postérieur ; Sq.(t.c.) : partie dermique (toit crânien) du squamosal ; Sta. : tubercule du carré ; t.m.s. : tubercule médio-sinusal.

BIBLIOTHÈQUE CENTRALE MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE PARIS

Source : MNHN, Paris

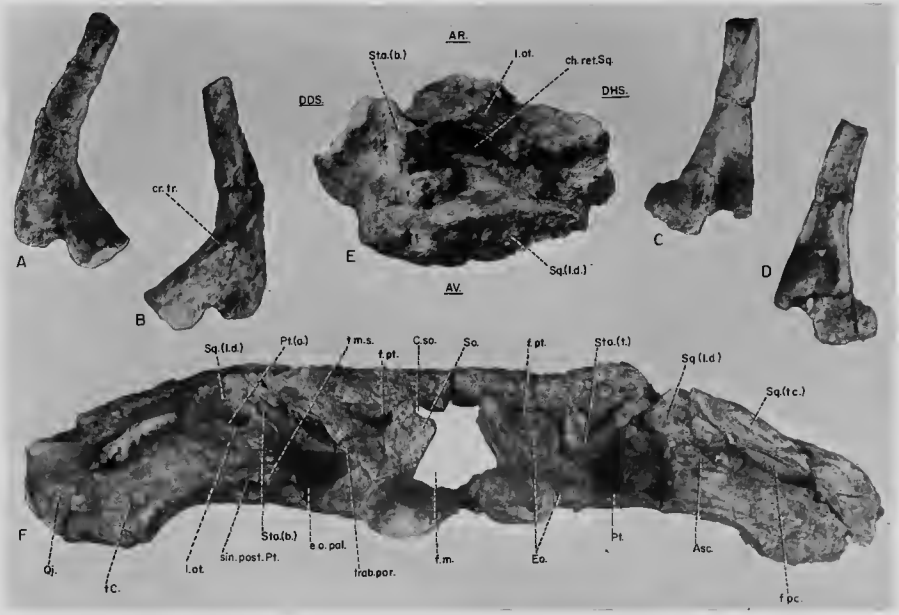


PLANCHE XVI. — *Metoposaurus ouazzoui*. A, B. Stapes droit (spécimen z). (× 1). A) Vue dorsale. — B) Vue ventrale. (cr.tr. = crête transversale). — C et D) Face dorsale et ventrale du stapes gauche du spécimen x. (× 1). — E) Complexe ascendant gauche du spécimen z vue de dessus. (× 1). *Ab.* = ch.ret.Sq. : chambre rétro-squamosale ; l.ot. : lamelle otique ; Sq.(l.d.) : lame descendante du squamosal ; Sta.(b.) : tige du stapes ; AR. = arrière ; AV. = avant ; DDS. = dedans ; DHS. = dehors. — F) Face postérieure du spécimen XIII/14/66 (5). (× 9/10 environ). *Ab.* — Asc. : complexe ascendant ; c.so. : cartilage supra-occipital ; Eo. : exoccipital ; e.o.pal. : échancrure otique palatine ; f.m. : foramen magnum ; f.pc. : fenêtre palato-carrée ; f.pt. : fenêtre post-temporale ; Pt. : ptérygoïde ; Pt.(a.) : lame ascendante du Ptérygoïde ; Oj. : quadrato-jugal ; sin.post.Pt. : sinus ptérygoïdien postérieur ; So. : supra-occipital ; Sq.(l.d.) : lame descendante du Squamosal ; Sta.(t.) : tête du stapes ; Sta.(b.) : tige du stapes ; Sq.(t.c.) : partie dermique du squamosal ; t.m.s. : tubérosité médio-sinusale ; trab. par. : trabecula parotica.

Source : MNHN, Paris

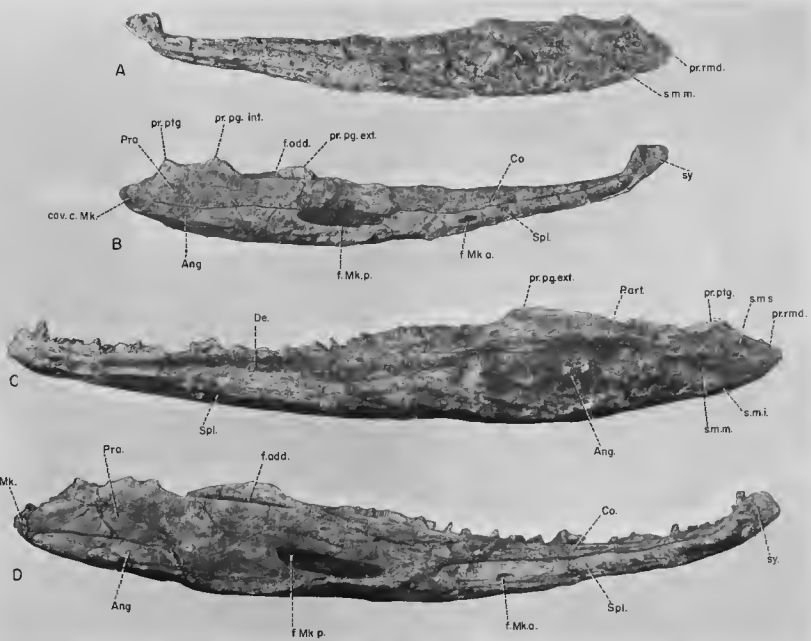


PLANCHE XVII. — Hémimandibule de *métoposaurus ouazzoui*. (× 4/9). — A et B) Hémimandibule gauche d'un petit spécimen. — C et D) Hémimandibule gauche d'un grand spécimen. *Ab.* = Ang. : angulaire ; cav.c.Mk. : cavité du cartilage de Meckel ; Co. : coronoïde ; De. : dentaire ; f.add. fosse de l'adducteur ; f.Mk.a. : fosse de Meckel antérieure ; f.Mk.p. : fosse de Meckel postérieure ; p.art. : préarticulaire ; pr.pg.ext. : processus préglénoïdien externe ; pr.pg.int. : processus préglénoïdien interne ; pr.ptg. : processus postglénoïdien ; Pra. : prearticulaire ; pr.rmd. : processus rétromandibulaire ; s.m.i. : sillon mandibulaire inférieur ; s.m.s. : sillon mandibulaire supérieur ; s.m.m. : sillon mandibulaire moyen ; Spl. : rangée des spléniaux ; Sy. symphyse.

PLANCHE XVII

Source : MNHN, Paris

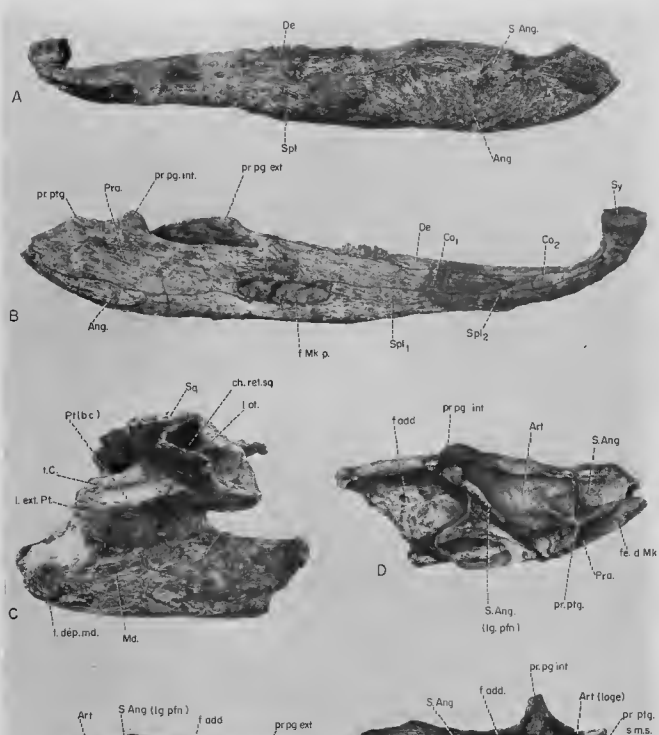


PLANCHE XVIII. — *Metoposaurus ouazzoui*. — A et B) Mandibule gauche d'un spécimen de dimension moyenne. (× 0,4 environ). Mêmes abréviations que sur figure XVII. — C) Articulation crânio-mandibulaire du spécimen x en vue interne. (× 0,3 environ). *Ab.* — Comme sur la planche XVII, avec en plus : Lext.Pt. : lamelle externe du ptérygoïde ; Md. : mandibule ; t.C. : tubercule du carré ; t.dép.md. : tubercule du dépresseur de la mandibule. — D) Face supérieure de l'arrière d'une grosse hémimandibule droite. (× 0,5 environ). *Ab.* — Comme pour la planche XVII, avec en plus : Art. : articulaire ; fe.d.Mk. : fente de Meckel dorsale ; S. Ang. (lg.pfn.) : languette post-fenestrale du sus-angulaire. — E, F) Faces supérieures et externes de la partie postérieure d'une petite hémimandibule. (× 2/3). *Ab.* — Comme plus haut.

Source : MNHN, Paris

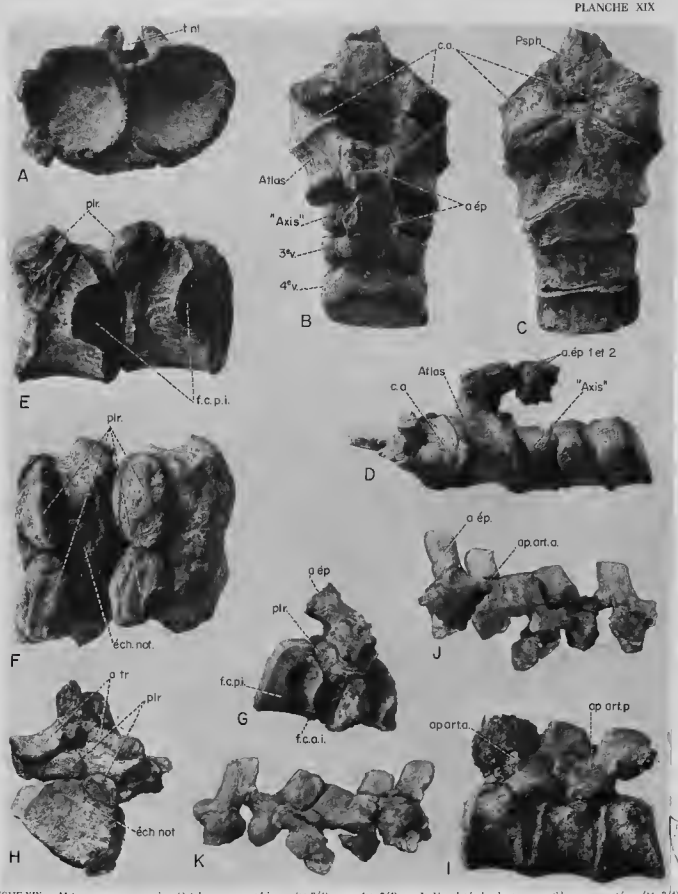


PLANCHE XIX. — *Metoposaurus ouazzoui*. — A) Atlas en vue antérieure. (× 3/4). — B, C, D) Condyles occipitaux et quatre premières vertèbres du spécimen XIII/13/66 (I) en vue supérieure, inférieure et latérale gauche. (× 3/4). — E, F) Deux vertèbres prépelviennes d'un gros individu en vue latérale et supérieure. (× 3/4). — G) Deux corps vertébraux, un pleurocentre et un arc neural d'un individu de dimension moyenne, en vue latérale droite. (× 3/4). — H) Vue de face d'une vertèbre avec pleurocentres en connexion. Les éléments vertébraux ont plus ou moins basculé les uns par rapport aux autres. (× 3/4). — I) Vue latérale de trois vertèbres connectées. (× 3/4). — J, K) Arcs neuraux de plusieurs vertèbres prépelviennes en vue latérale droite et gauche. (× 3/8). *Ab.* — a.ép. : apophyse épineuse ; ap.art.a. : apophyse articulaire antérieure ; ap.art.p. : apophyse articulaire postérieure ; a.tr. : apophyse transverse ; éch.not. : échancrure notochordale ; f.c.pi. : facette costale postéro-inférieure ; plr. : pleurocentre ; Psph. : parasphénoïde ; t.nl. : trou neural.

Source : MNHN, Paris

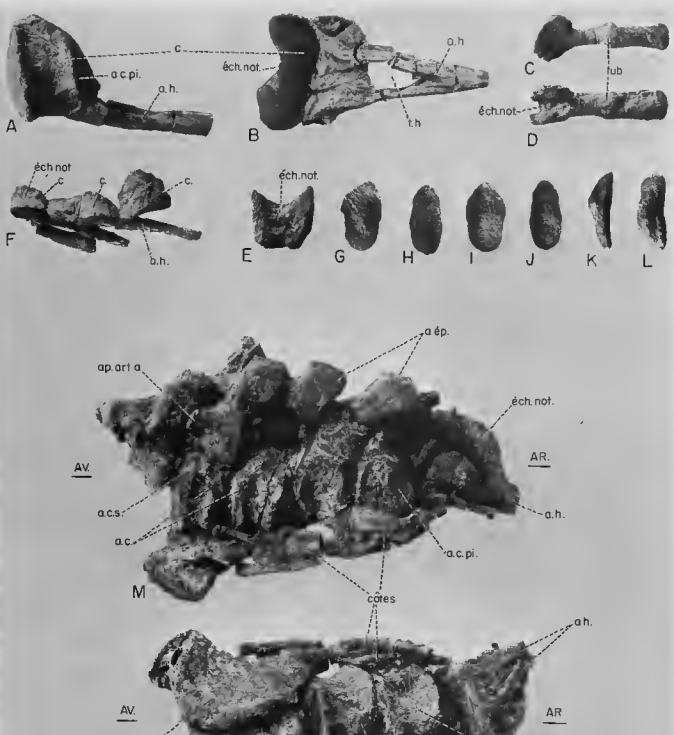


PLANCHE XX. — *Metoposaurus ouazzoui*. — A et B) Corps vertébral d'une des premières vertèbres caudales en vue latérale gauche et inférieure. — C et D) Apophyse épineuse d'une vertèbre caudale, vue latérale. — E) Vue antérieure du centre vertébral d'une des premières vertèbres caudales. — F) 4 centres vertébraux parmi les dernières vertèbres caudales. — G à L) Pleurocentres en vue : G et H) supérieure, I et J) inférieure, K et L) postérieure. — M et N) Région pelvienne d'un rachis. — M) En vue latérale gauche. — N) En vue inférieure. *Ab.* — a.c.pi. : apophyse costale postéro-inférieure ; a.c.s. : apophyse costale supérieure ; a.ép. : apophyse épineuse ; a.h. : arc hémal ; ap.art.a : apophyse articulaire antérieure ; c. : centre vertébral ; échanot. : échancrure notochordale ; pisch. : pubo-ischion ; t.h. : trou hémal ; tub. : tubercule ; Av. : avant ; AR. : arrière.

Source : MNHN, Paris

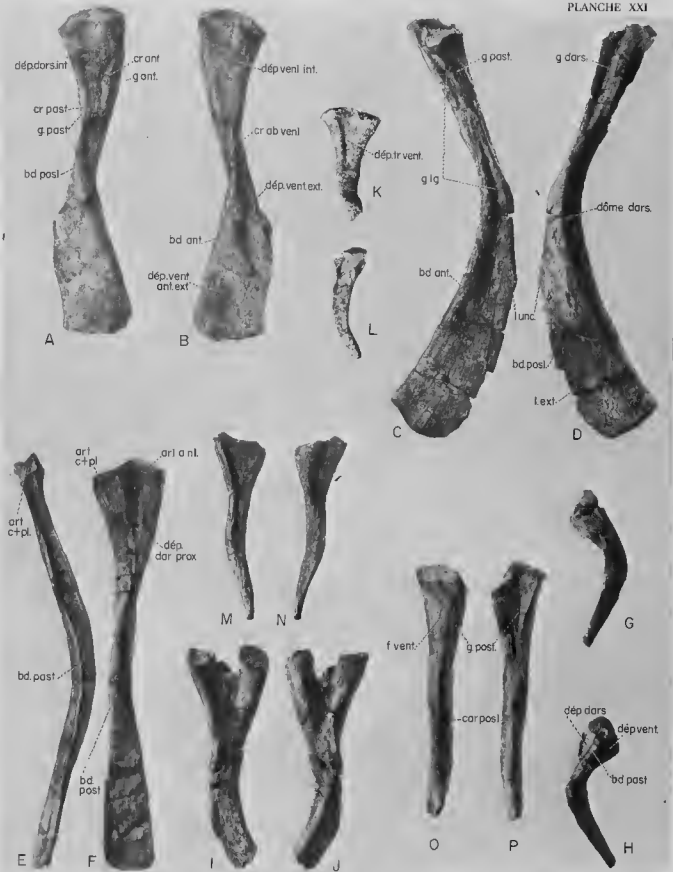


PLANCHE XXI. — Côtes de *Metoposaurus ouazzoui*. (× 0,7). — A et B) Type costal antérieur. Côte gauche. — A) Face dorsale ; B) Face ventrale. — C et D) Type costal rencontré entre la 5e et la 10e vertèbre côte droite. C) Vue ventrale; D) Face dorsale. — E et F) Type costal distingué entre la 11e et la 18e vertèbre côte droite. E) Vue postérieure ; F) Face dorsale. — I et J) Côte cervicale gauche. L'extrémité distale manque. — i) Face postérieure ; J) Face antérieure. — G et H) Côte caudale. G) Face supposée antérieure ; H) Vue supposée postérieure. — K et L) Côte transverse. — K) Face dorsale ; L) Vue antérieure. — M, N et O, P) Deux côtes incomplètes supposées caudales. *Ab.* — art.a.n.t. : facette articulaire opposée à l'arc neural ; art.c.+pl. : facette articulaire opposée au centre et au pleurocentre ; bd.ant. : bord antérieur ; bd.post. : bord postérieur ; car.post. : carène postérieure ; cr.ob.vent. : crête oblique ventrale ; cr.post. : crête postérieure ; dép.dor.prox. : dépression dorso-proximale ; dép.tr.vent. : dépression transversale ventrale ; dép. vent.ext. : dépression ventrale externe ; dép.vent.ant.ext. : dépression ventrale antéro-externe ; dép.vent.int. : dépression ventrale interne ; dôme dors. : dôme dorsale ; f.vent. : face ventrale ; g.ant. : gouttière antérieure ; g.dors. : gouttière dorsale ; g.lg. : gouttière longitudinale ; g.post. : gouttière postérieure ; l.ext. : lame externe ; l.unc. : lame uncinée.

Source : MNHN, Paris

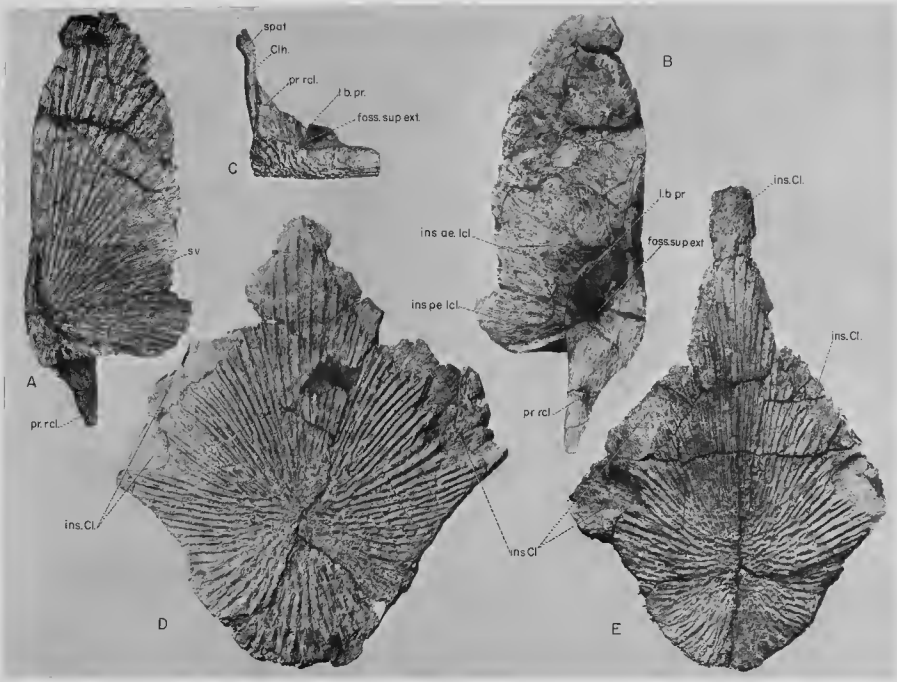


PLANCHE XXII. — *Metoposaurus ouazzoui*. — A) Clavicule droite, face ventrale. (× 1/3). — *B*) Clavicule droite, face dorsale. (× 1/3). — C) Partie postérieure d'une clavicule articulée avec le cleithrum en vue latérale. (× 1/3). — D et E) Interclavicules en vue ventrale. (× 1/3). *Ab.* — Clh. : cleithrum; foss.sup.ext. : fossette supéro-externe; ins.ae. lcl. : Limite antéro-externe de l'insertion interclaviculaire; ins.Cl. : insertion des clavicules; ins.pe.lcl. : Limite postéro-externe de l'insertion interclaviculaire; l.b.pr. : lame basale d'attache du processus rétro-claviculaire; pr.rcl. : processus rétroclaviculaire; spat. : extrémité spatuliforme du cleithrum; s.v : sillon claviculaire ventral.

Source : MNHN, Paris

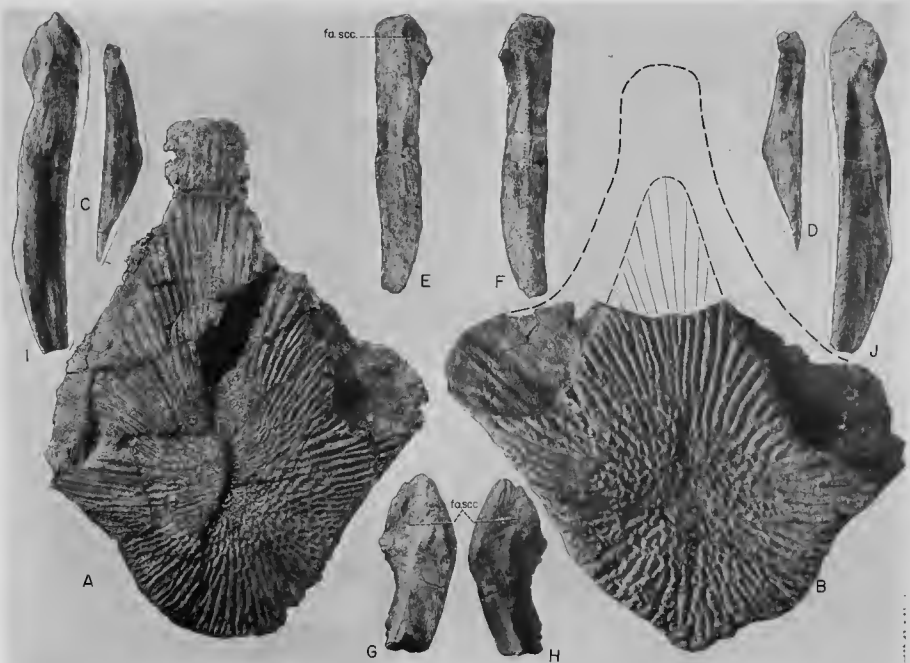


PLANCHE XXIII. — *Metoposaurus ouazzoui*. — A et B) Pour comparaison, faces ventrales de deux grandes interclavicules, l'une de *Metoposaurus ouazzoui* (A), l'autre de *Metoposaurus azerouali* (B). (× 3/8). — C et D) Petit cleithrum droit. Faces interne et externe. (× 3/4). — E et F) Cleithrum droit de dimension moyenne. Face interne et externe. (× 3/4). — G et H) Extrémité spatuliforme d'un très gros cleithrum. Faces interne et externe. (× 3/4). *Ab.* — fa.scc. : facette d'articulation avec le scapulo-coracoïde.

Source : MNHN, Paris

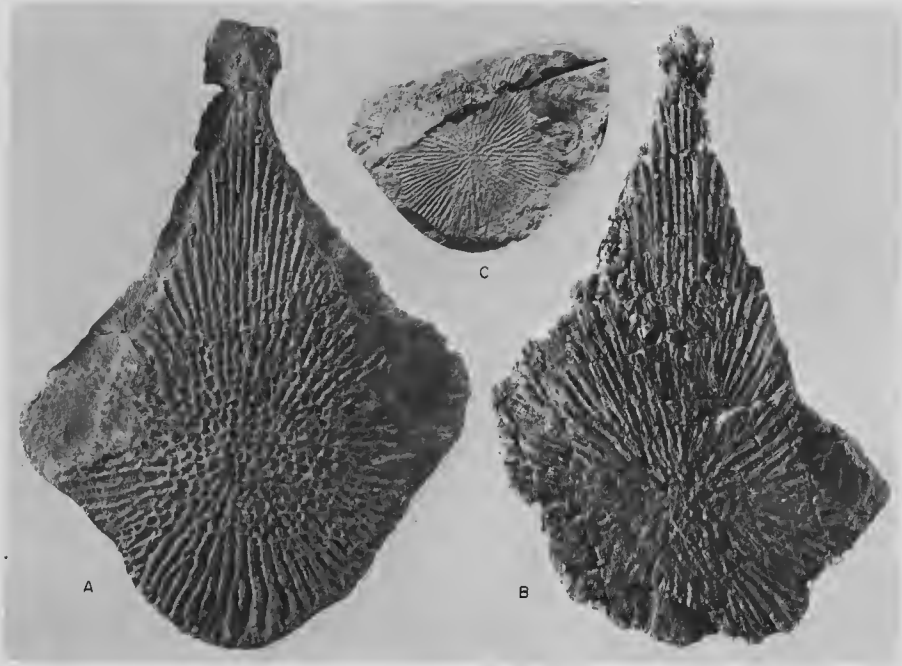


PLANCHE XXIV. — A) Face ventrale d'une interclavicule de *Metoposaurus ouazzoui*. (× 2/3). — B) Face ventrale d'une interclavicule de *Metoposaurus lyazidi*. (× 1). — C) Face ventrale d'une interclavicule de *Metoposaurus lyazidi*. (× 1/2).

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XXV. — *Metoposaurus quazzoui*. — A et B) Scapulo-coracoïde droit d'un grand spécimen (XIII/12/65). (× 2/3). — C et D) Scapulo-coracoïde gauche d'un spécimen de dimension moyenne (XIII/14/66). (× 2/3). — E et F) Humérus droit d'un individu de dimension au-dessus de la moyenne. (× 2/3). *Ab.* — bd.ant. : bord antérieur ; bd.post. : bord postérieur ; ctf. sgl. : contrefort supraglénoïdien ; ectp. : ectépicondyle ; entc. : entépicondyle ; f.ant.sup. : foramen antéro-supérieur ; g.ectp. : gouttière ectépicondylienne ; g.post.vent. : gouttière postéro-ventrale ; ins.add. : insertion des adducteurs ; i.sp.Clh. : insertion de la spatule du cleithrum ; l.a. : lame antérieure ; l.sc. : lame scapulaire ; pr.sup. : processus supinateur ; surf.glén. : surface glénoïde ; tub.delt. : tubercule deltoïdien ; tub.pect. : tubercule d'insertion du grand pectoral.

Source : MNHN, Paris

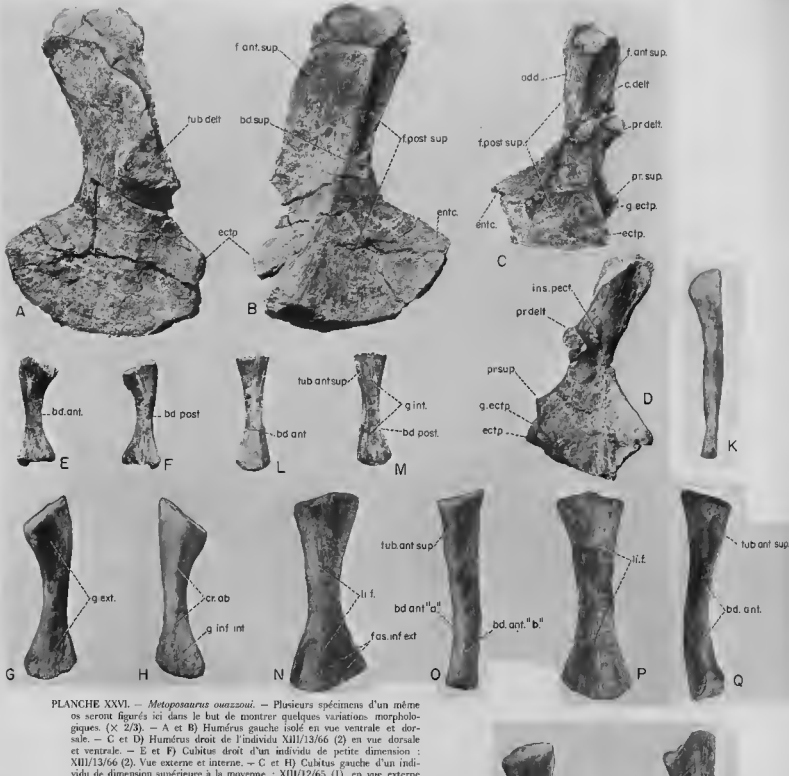
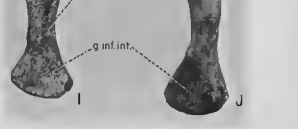


PLANCHE XXVI. — *Metoposaurus ouazzoui*. — Plusieurs spécimens d'un même os seront figurés ici dans le but de montrer quelques variations morphologiques. (× 2/3). — A et B) Humérus gauche isolé en vue ventrale et dorsale. — C et D) Humérus droit de l'individu XIII/13/66 (2) en vue dorsale et ventrale. — E et F) Cubitus droit d'un individu de petite dimension : XIII/13/66 (2). Vue externe et interne. — C et H) Cubitus gauche d'un individu de dimension supérieure à la moyenne : XIII/12/65 (1), en vue externe et interne. — I) Cubitus droit d'un individu de dimension moyenne : XIII/14/66, en vue interne. — J) Cubitus droit d'un individu de dimension supérieure à la moyenne : XIII/14/66 (9), vue interne. — K) Le même os qu'en J mais en vue antérieure. — L et M) Radius droit d'un individu de petite dimension : XIII/13/66 (2), en vue externe et interne. — N et O) Radius gauche d'un grand individu : XIII/12/65 (1), en vue externe et antérieure. — P et Q) Radius droit d'un grand individu : XIII/12/65 (2), en vue externe et antérieure. *Ab.* — *Add.* : insertion des adducteurs ; bd.ant. : bord antérieur ; bd.post. : bord postérieur ; bd.sup. : bord supérieur ; c.delt. : crête deltoïdienne ; cr.ob. : crête oblique ; ectp. : ectépicondyle ; entc. : entépicondyle ; f.ant.sup. : face antéro-supérieure ; fos.inf.ext. : fossette inféro-externe ; f.post.sup. : face postéro-supérieure ; g.ectp. : gouttière ectépicondylienne ; g.ext. : gouttière externe ; g.inf.int. : gouttière inféro-interne ; g.int. : gouttière interne ; g.sup.int. : gouttière supéro-interne ; ins.pect. : insertion du grand pectoral ; li.f. : ligne de faîte ; pr.delt. : processus deltoïdien ; pr.sup. : processus supinateur ; tub.ant.sup. : tubercule antéro-supérieur ; tub.delt. : tubercule deltoïdien.



Source MNHN, Paris

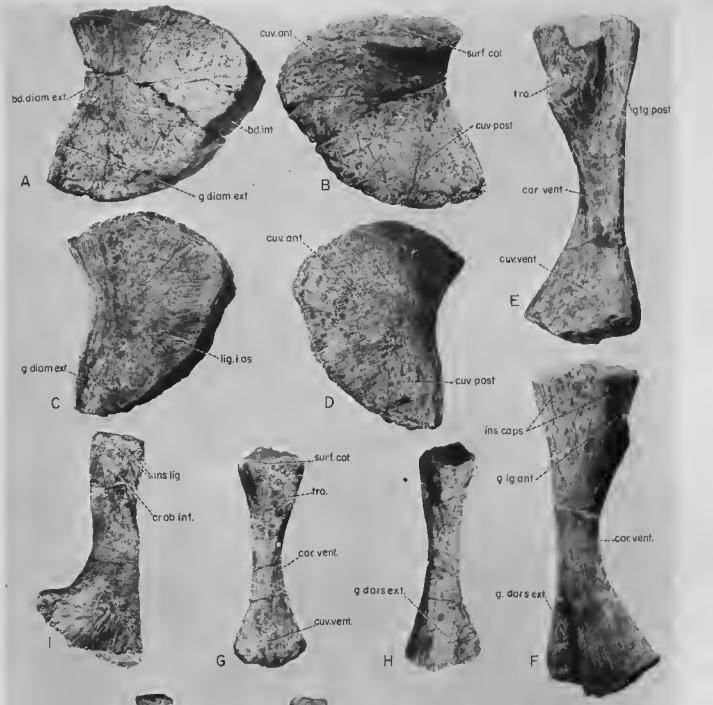


PLANCHE XXVII. — *Metoposaurus ouazzoui*. — A et B) Faces interne et externe d'un pubo-ischion gauche. (× 2/3). — C et D) : Face interne et externe d'un autre pubo-ischion gauche. — E) Vue postéro-ventrale d'un fémur de dimension supérieure à la moyenne. L'extrémité externe est plus ou moins tronquée. — F) Vue antéro-dorsale du même os. — G) Vue ventrale d'un fémur droit d'assez grande dimension (XH/14/65). — H) Vue dorsale du même spécimen. — I) Ilion gauche, face interne. Spécimen de dimension supérieure à la moyenne. — J, K) Ilion gauche d'un spécimen de dimension inférieure à la moyenne (face interne et externe). — L et M) Ilion droit d'un petit spécimen, faces externe et interne. *Ab.* = aileron ant. : aileron antérieur : aileron post. : aileron postérieur; bd.diam.ext. : bord diamétral externe : bd.int. : bord interne; car.vent. : carène ventrale; cr.ob.ext. : crête oblique externe; cr.ob.int. : crête oblique interne; cuv.ant. : cuvette antérieure; cuv.post. : cuvette postérieure; g.diam.ext. : gouttière diamétrale externe; g.dors.ext. : gouttière dorsale externe; g.lg.ant. : gouttière longitudinale antérieure; g.lg.post. : gouttière longitudinale postérieure; g.post. int. : gouttière postéro-interne; ins.caps. : insertion de la capsule articulaire; ins.lig. : insertions ligamentaires; ins.trans. : insertion possible de la côte transverse; lig.i.os. : insertion du ligament inter-osseux; reb.cot. : rebord cotyloïdien; surf.cot. : surface cotyloïdienne; tro. : trochanter.

Source : MNHN, Paris

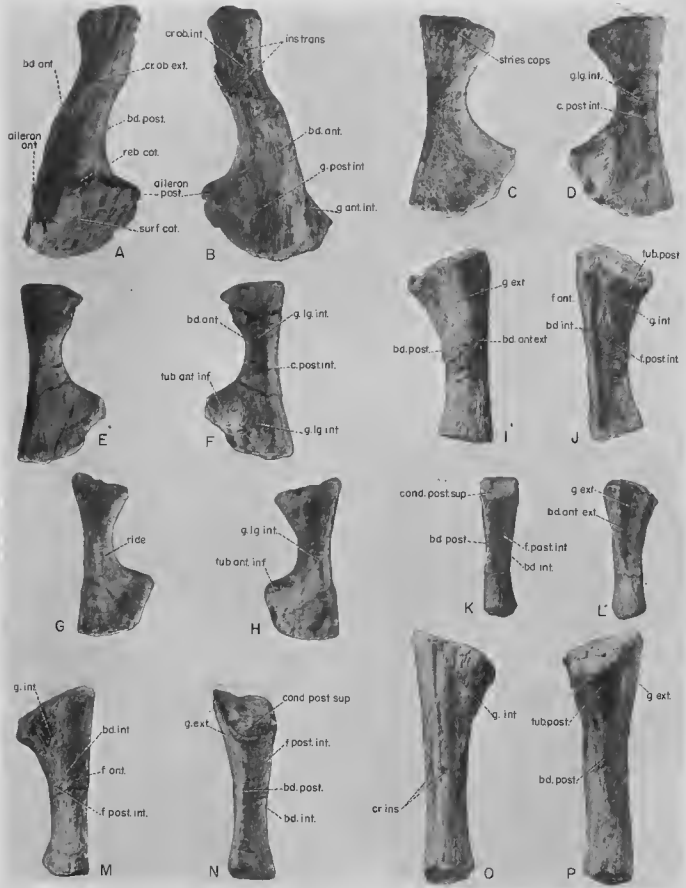


PLANCHE XXVIII. — *Metoposaurus ouazzoui*. — Plusieurs spécimens du même os seront figurés dans le but de montrer quelques variations morphologiques. (X 2/3). — A et B) ilion gauche en vue externe et interne. — C et D) Péroné droit en vue externe et interne. — E et F) Idem. — G et H) Idem. — I et J) Tibia droit de *Metoposaurus ouazzoui* en vue externe et interne. — K et L) Tibia gauche de petite dimension en vue postérieure et externe. — M et N) Tibia gauche en vue interne et postérieure. — O et P) Tibia gauche d'un grand spécimen en vue interne et postérieure. *Ab.* — bd.ant. : bord antérieur ; bd.int. : bord interne ; bd.post. : bord postérieur ; cond.post. sup. : condyle postéro-supérieur ; c.post.int. : crête postéro-interne ; cr.ins. : crête d'insertion ; cr.lg.ext. : crête longitudinale externe ; cr.ob.ext. : crête oblique externe ; cr.ob.int. : crête oblique interne ; f.ant. : face antérieure ; f.post.int. : face postéro-interne ; g.ant.int. : gouttière antéro-interne ; g.ext. : gouttière externe ; g.int. : gouttière interne ; g.lg.int. : gouttière longitudinale interne ; g.post.int. : gouttière postéro-interne ; ins. trans. : surface d'attache de la côte transverse ; stries caps. : stries d'insertion de la capsule articulaire ; surf.cot. : surface cotyloïde ; tub.ant.inf. : tubérosité antéro-inférieure ; tub.post. : tubérosité postérieure.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XXIX. — *Metoposaurus maazoni*. — A) Membre antérieur droit de l'individu XIII/13/66 (2). (× 1/2 environ). — B) Agrandissement des os de la main qui ont été conservés. (× 0,8 environ). — C) Membre postérieur droit de l'individu XIII/13/66 (1). (× 1/2 environ). — D) Agrandissement des os du pied qui ont été conservés. (× 1.25). *Ab.* — C : cubitus ; F : fémur ; H : humérus ; Mt. : métatarse ; P : phalanges ; R : radius ; T : tibia.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XXX. — *Metoposaurus ouazzoui*. — Plâtre XIII/14/66 (6 et 7). (× 1/8 environ). *Ab.* — F. : fémur ; H. : humérus ; icl. : Inter-Clavicule ; Sc.c. : scapulo-coracoïde ; P.isch. : pubo-ischion ; T. : tibia.

Source : MNHN, Paris

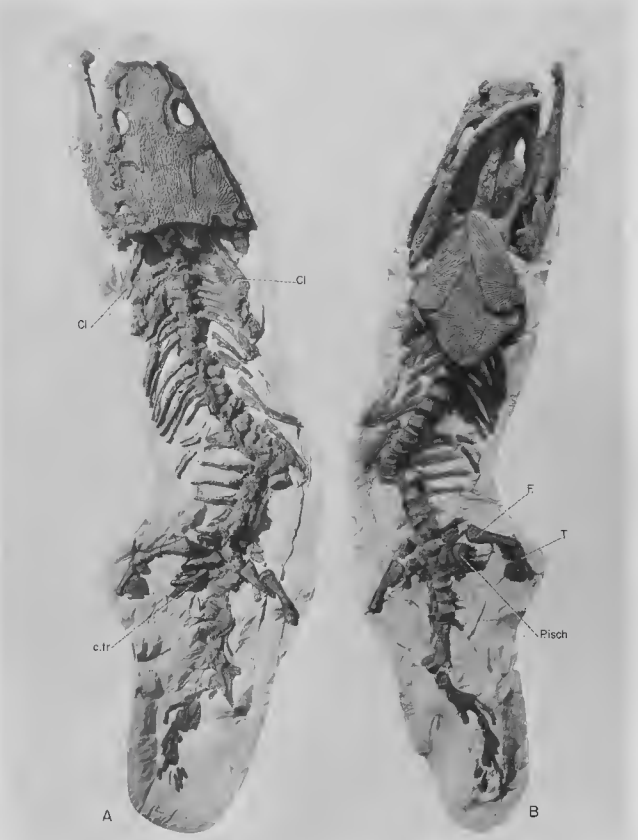


PLANCHE XXXI. — *Metoposaurus ouazzoui*. — Plâtre XIII/ 4/66. (× 1/6 environ). — A) Vue dorsale. — B) Vue ventrale. *Ab.* — Cl. : Clavicule; c.tr. : côte transverse; F. : fémur; P.isch. : pubo-ischion; T. : tibia.

BIBL. GOLL. MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XXXII. — *Metoposaurus ouazzoui*. — Plâtre XIII/12/65. (× 1/10 environ). Cet ensemble de fossiles pesait environ deux tonnes dans son coffrage de terrain. Il contient cinq crânes, en général mal conservés. Par contre, une grande partie du squelette du grand individu a été parfaitement fossilisé.

Source : MNHN, Paris

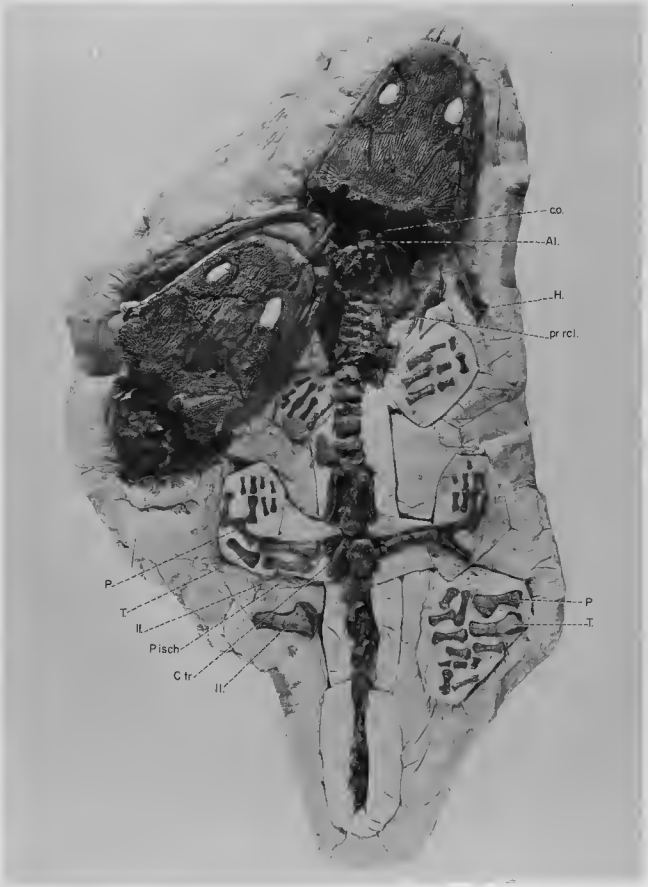


PLANCHE XXXIII. — *Metoposaurus ouazzoui*. — Plâtre XIII/18/66. (× 1/6 environ). *Ab.* — Comme pour les planches XXX et XXXI, avec en plus : At. : atlas ; c.o. : condyles occipitaux ; Il. : ilion ; pr.rcl. : processus rétroclaviculaire.

BIB. MUS. PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XXXIV. — *Metoposaurus ouazzoui*. — Plâtre XIII/38/65. (× 1/9 environ). — A) Face ventrale. — B) Face dorsale.

Source : MNHN, Paris

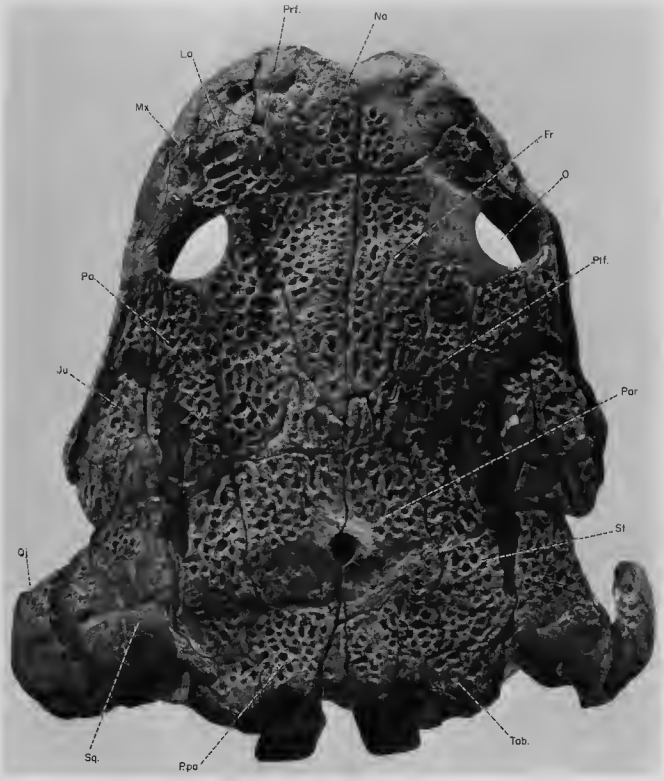


PLANCHE XXXV. — *Metoposaurus azerouali*. Crâne en vue dorsale. (× 0,43 environ). *Ab.* — Fr. : frontal ; Ju. : jugal ; La. : lacrymal ; Mx. maxillaire ; Na. : nasal ; O. : orbite ; Po. : postorbitaire ; Par. : pariétal ; P.par. : postpariétal ; PrF. : préfrontal ; Ptf. : postfrontal ; Qj. : quadratojugal ; Sq. : squamosal ; St. : supratemporal ; Tab. : tabulaire.

MUS. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

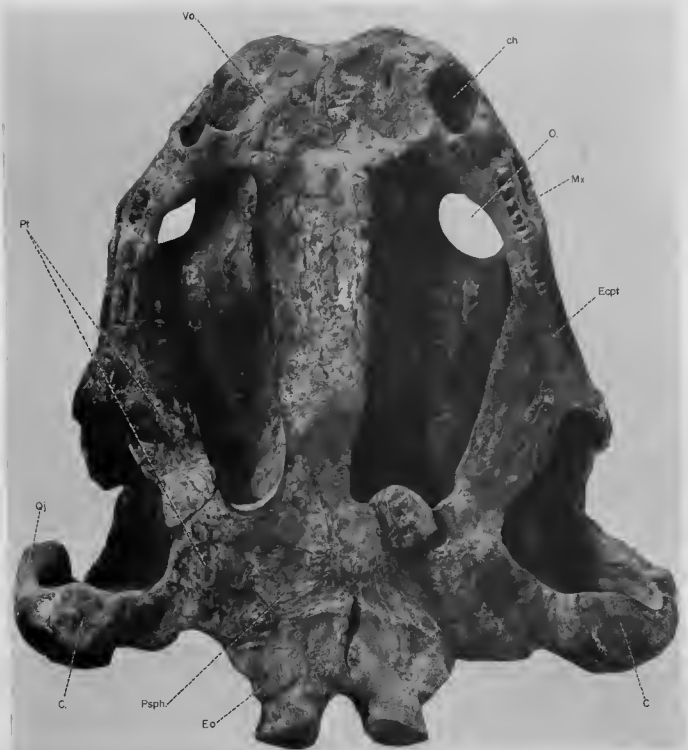


PLANCHE XXXVI. — Face ventrale du crâne de *Metoposaurus azerouali*. (× 4/9). *Ab.* — C. : carré ; ch. : choane ; Ectp. : ectoptérygoïde ; Eo. : exoccipital ; Mx. : maxillaire ; O. : orbite ; Pt. : ptérygoïde ; Psph. : parasphénoïde ; Qj. : quadratojugal ; Vo. : vomer.

Source : MNHN, Paris

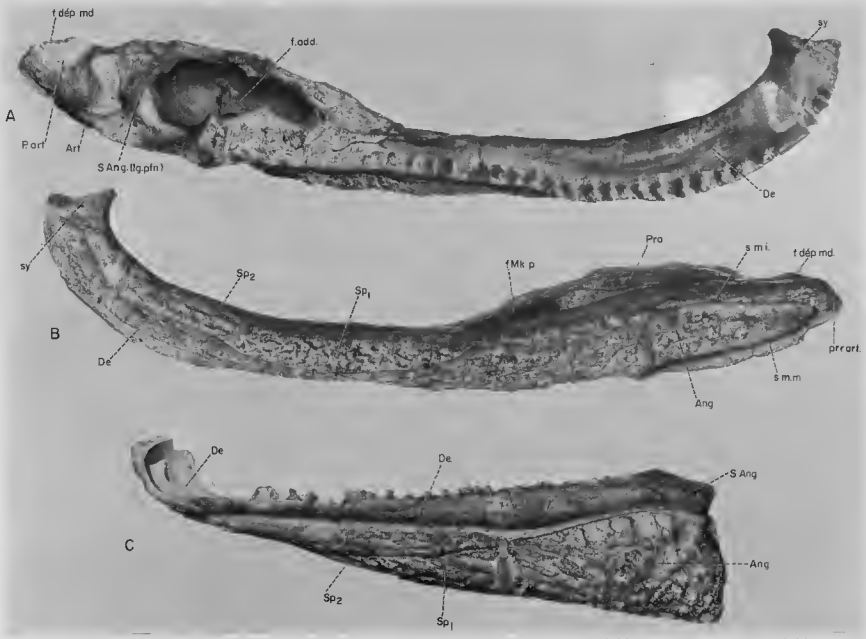


PLANCHE XXXVII. — *Metoposaurus azerouali*. — A) Hémimandibule droite. Face supérieure. (× 4/9 environ). — B) Hémimandibule droite. Face inférieure. (× 4/9 environ). — C) Partie antérieure d'une hémimandibule gauche, face externe. (× 4/9 environ). *Ab.* — Ang. : angulaire ; Art. : articulaire ; De. : dentaire ; f.Mk.p. : fenêtre meckélienne postérieure ; Pra. : préarticulaire ; Prr.art. : processus rétroarticulaire ; S.Ang. (lg.pfn.) : languette préfenestrale du sus-angulaire ; s.m.i. : sillon mandibulaire inférieur ; s.m.m. : sillon mandibulaire moyen ; Spl : splénial ; sy. : symphyse ; t.dép.md. : tubérosité du dépresseur de la mandibule.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

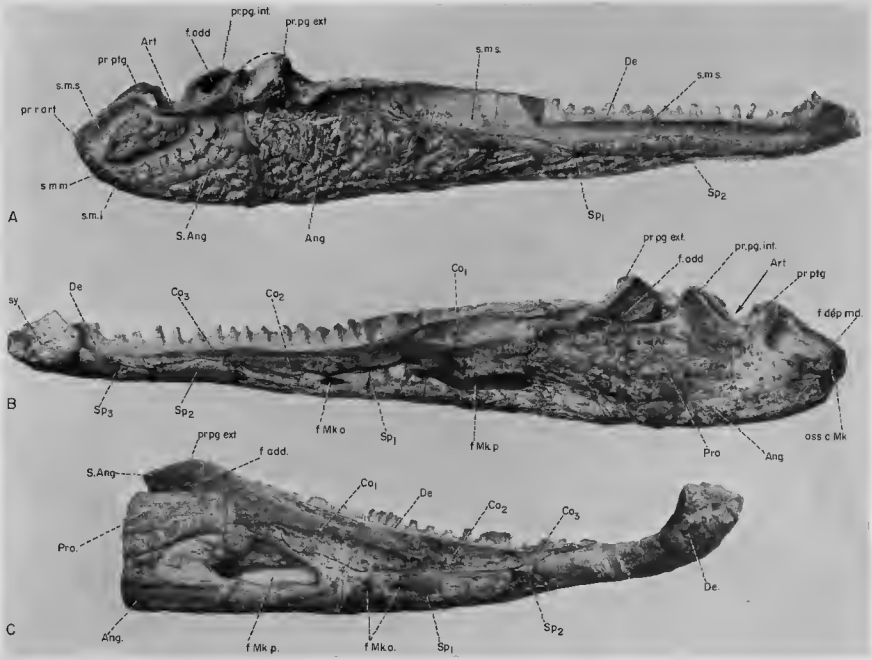


PLANCHE XXXVIII. — *Motoposaurus azerouali*. (× 4/9 environ). — A) Hémimandibule droite, face externe. — B) Hémimandibule droite face interne. — C) Partie antérieure de l'hémimandibule gauche, face interne. *A6*. Comme pour la planche précédente, avec en plus : Co. : coronoïde ; f.Mk.a. : fenêtre meckélienne antérieure ; oss.c.Mk. : ossification du cartilage de Meckel ; pr.pg.ext. : processus préglénoïdal externe ; pr.pg.int. : processus préglénoïdal interne ; pr.ptg. : processus postglénoïdal ; s.m.s. : sillon mandibulaire supérieur.

Source : MNHN, Paris

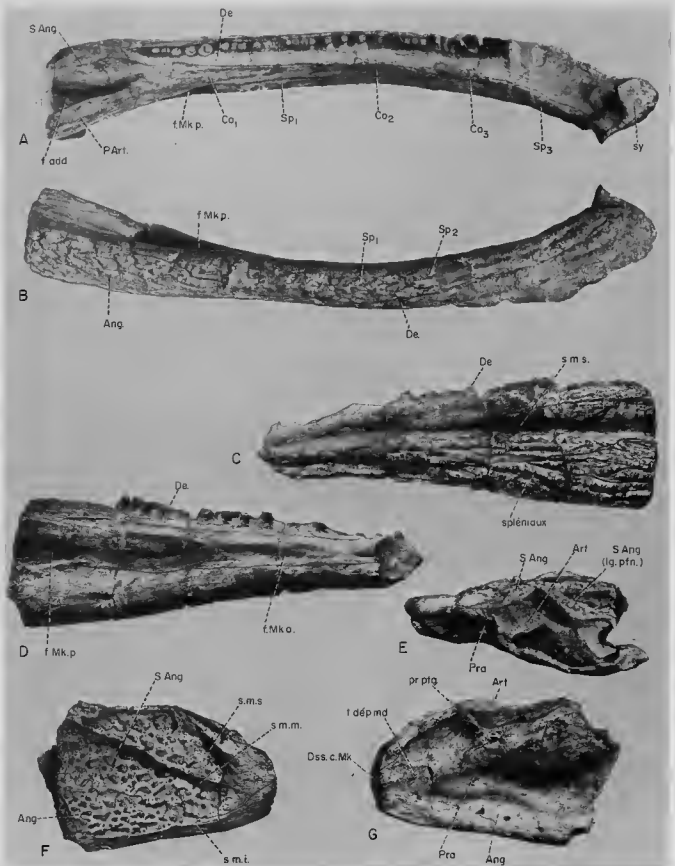


PLANCHE XXXIX. — *Metoposaurus azerouali*. (× 4/9 environ). — A) Partie antérieure d'une hémimandibule gauche, vue supérieure. — B) Partie antérieure d'une hémimandibule gauche, vue inférieure. — C) Autre fragment mandibulaire gauche, face externe. — D) Autre fragment mandibulaire gauche, face interne. — E) Partie articulaire d'une hémimandibule gauche, vue supérieure. — F) Partie articulaire d'une hémimandibule gauche, face externe. — G) Partie articulaire d'une hémimandibule gauche, face interne. *Ab.* — Voir planches précédentes.

Source : MNHN, Paris

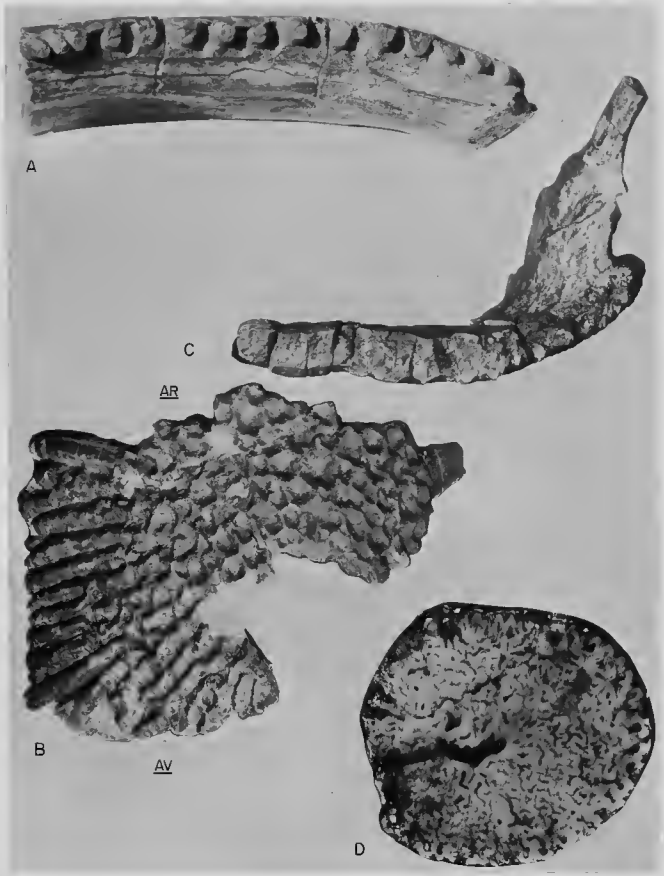


PLANCHE XL. — A) Vue dorsale d'un fragment mandibulaire gauche de *Motosaurus azerouali*. (× 3/4). — B) Fragment de clavicule droite d'un grand Stégocéphale (probablement *M. azerouali*) en vue ventrale. (× 3/4). — C) Même pièce qu'en B mais en vue postérieure. On remarquera l'épaisseur considérable de l'os. (× 3/4). — D) Section transversale d'une dent de type labyrinthodonte recueillie dans le niveau des grès et argiles de l'Asif Irohulène (ici falaise de grès rose). (× 12,5).

Source : MNHN, Paris

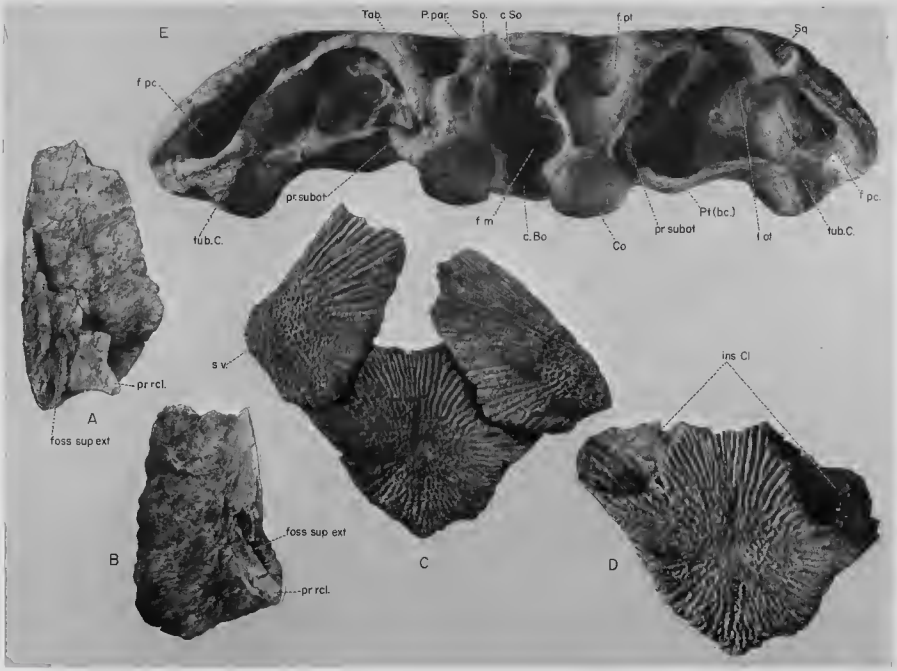


PLANCHE XLI. — *Metopotaurus azerouali*. — A, B, C, D) Pièces du plastron thoracique. — A et B) Clavicules gauche et droite en vue dorsale. (1/5 environ). — C) Mêmes clavicules, en vue ventrale et connectées à l'interclavicule correspondante. (1/5 environ). — D) La même interclavicule isolée. (1/4 environ). On remarquera la dissymétrie de ces pièces osseuses. — E) Face postérieure du crâne de *Metopotaurus azerouali*. (× 1/2). *Ab.* — foss.sup.ext. : fossette supéro-externe ; ins.Cl. : plages d'insertion des clavicules sur l'interclavicule ; pr.rcl. : processus rétroclaviculaire ; s.v. : sillon ventral. — E) Face postérieure du crâne de *Metopotaurus azerouali*. *Ab.* — c.Bo. : Cartilage basi-occipital ; Co. : condyle occipital ; c.So. : emplacement du cartilage supra-occipital ; f.m. : foramen magnum ; f.pc. : fenêtre palato-carrée ; f.pt. : fenêtre post-temporale ; l.ot. : lamelle otique ; P.par. : post-pariétal ; Pt.(b.c.) : branche carrée du ptérygoïde ; pr.subot. : processus subotique ; Tab. : tabulaire ; So. : supra-occipital ; Sq. : squamosal ; tub.C. : tubérosité du carré.

BIBLIOTHÈQUE MUSÉUM

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XLII. — A) Fragment d'interclavicule (*M. azerouali* probablement) provenant du gisement II. On remarquera la dissymétrie de la pièce. (× 1/4). — B) Grande clavicule droite de *Metoposaurus azerouali* provenant du gisement d'Ymziln. Vue ventrale. (× 1/3). — C) Fragment d'interclaviculle appartenant probablement à *Metoposaurus azerouali*. (× 1/4). — D) Fragment de clavicule droite, en vue ventrale, provenant de la falaise des grès roses. (× 1/4). — E) Fragment de clavicule gauche en vue ventrale provenant de la falaise de grès roses (gisement VII *bis*). (× 1/4).

Source : MNHN, Paris

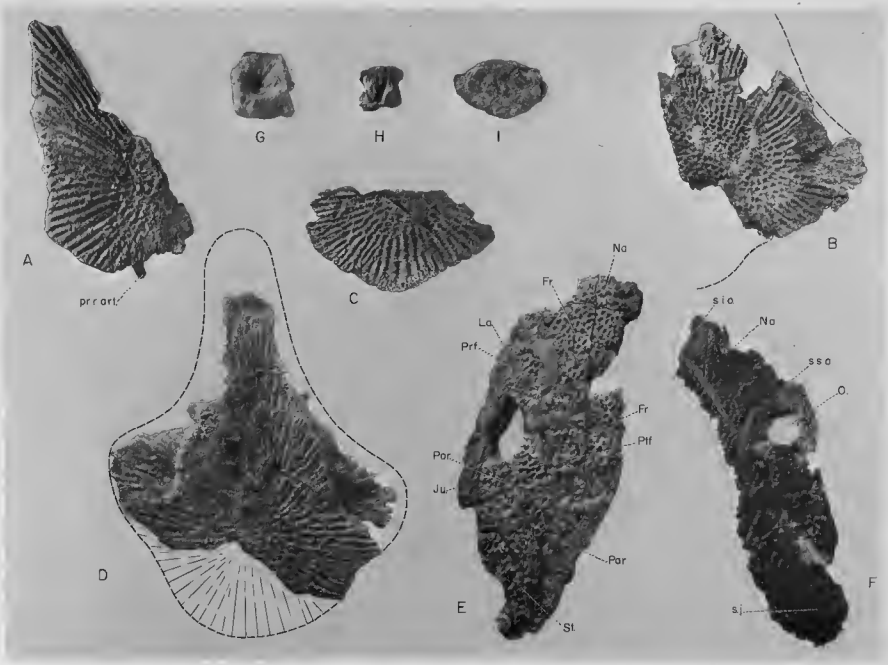


PLANCHE XLIII. — A) Fragment de clavicule gauche de *Metoposaurus azerouali*. (× 1/4). — B) Fragment d'interclavitule appartenant probablement à *Metoposaurus azerouali*. (× 1/4). — C) Extrémité postérieure d'une interclavicule de *Metoposaurus azerouali*. (× 1/4). — D) Grande interclavicule incomplète d'attribution difficile. On remarquera la grande dissymétrie. (× 1/4). — E et F) Deux fragments de crâne provenant du niveau du sommet des grès et argiles silteuses rouges. (× 1/4). — G, H, I) Corps vertébraux de *Metoposaurus azerouali*. (× 1/4). *Ab.* — Voir planche suivante.

Source : MNHN, Paris

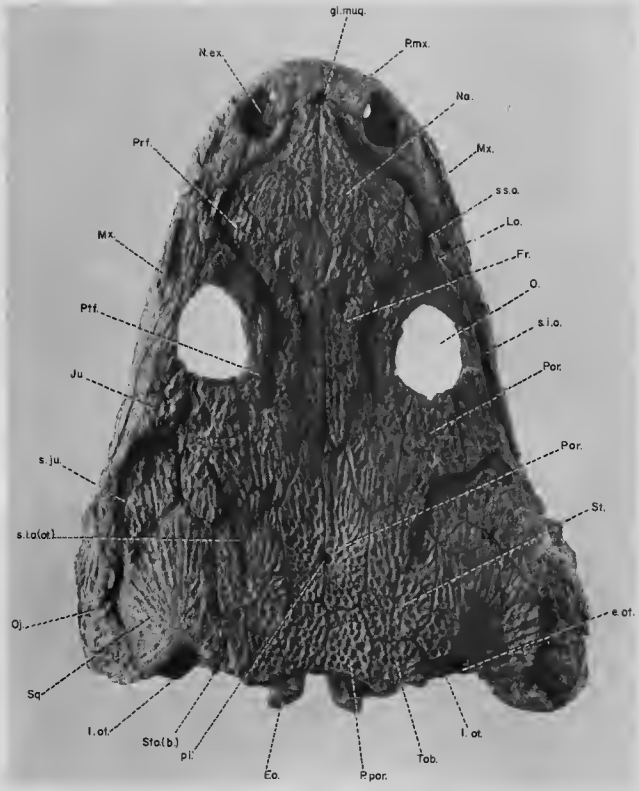


PLANCHE XLIV. — *Metoposaurus ouazzoui*. — Petit crâne n° XIp/4/66 provenant du gisement XI. Toit crânien. (× 1). *Ab.* — Eo. : exoccipital ; é.ot. : échancrure otique ; Fr. : frontal ; gl.muq. : emplacement d'une glande muqueuse ; Ju. : jugal ; La. : lacrymal ; Lot. : lamelle otique ; Mx. : maxillaire ; Na. : nasal ; N.ex. : narine externe ; O. : orbite ; pi. : trou pinéal ; Par. : pariétal ; Por. : post-orbitaire ; P.par. : post-pariétal ; Pmx. : prémaxillaire ; Prf. : préfrontal ; Ptf. : postfrontal ; Oj. : quadrato-jugal ; s.i.o. : sillon infra-orbitaire ; s.i.o.(ot.) : partie otique du sillon infra-orbitaire ; s.ju. : sillon jugal ; Sq. : squamosal ; s.s.o. : sillon supra-orbitaire ; St. : supra-temporal ; Sta.(b.) : tige du stapes ; Tab. : tabulaire.

Source : MNHN, Paris

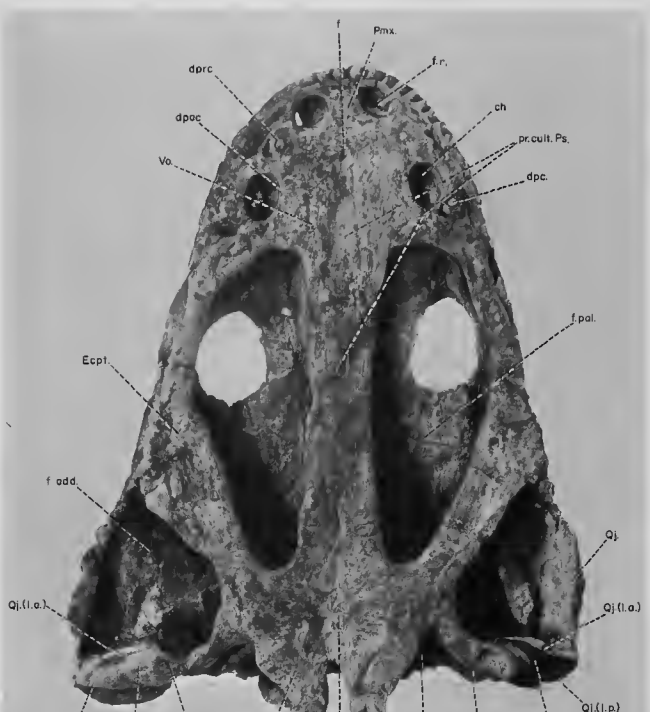


PLANCHE XLV. — *Metoposaurus ouazzoui*. — Face palatine du crâne XIp/4/66, individu provenant du gisement XI. (× 1). *Ab.* — C : carré ; ch. : choane ; dpsc. : dents parachoanales ; dpc. : dents postchoanales ; dprc. : dents préchoanales ; Ecpt. : ectoptérygoïde ; f.add. : fosse de l'adducteur ; f.pal. : fenêtre palatine ; f.r. : fenêtre rostrale ; l.ot. : lamelle otique ; Pmx. : prémaxillaire ; Psph. : parasphénoïde ; pr.cult.Ps. : processus cultriforme du parasphénoïde ; pr.subot. : processus subotique de l'exoccipital ; Pt.(c.) : corps du ptérygoïde ; Qj. : quadrato-jugal ; Qj.(l.a.) : lamelle antérieure du quadrato-jugal ; Qj.(l.p.) : lamelle postérieure du quadrato-jugal ; Sta. : stapes ; Vo. : vomer.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

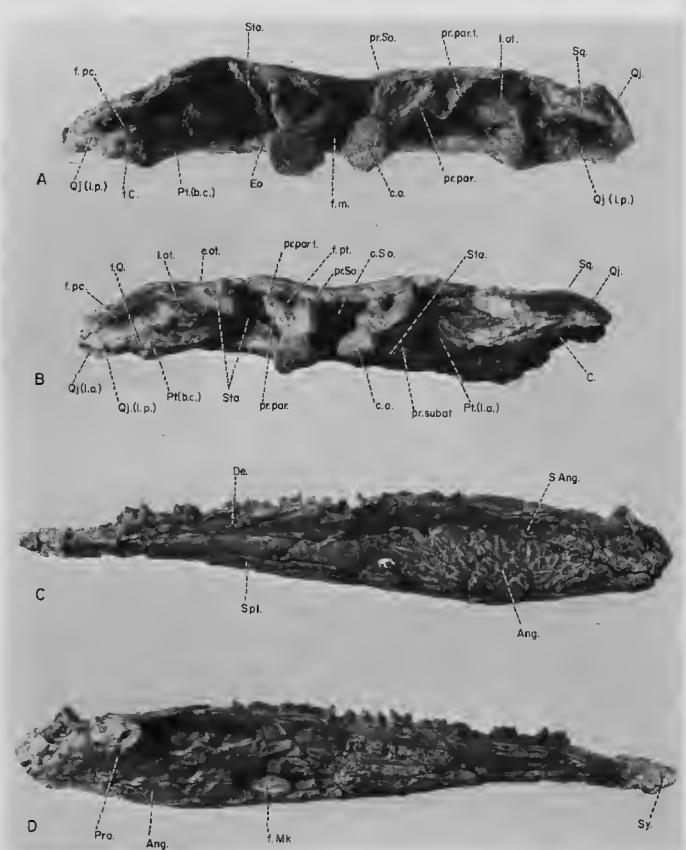


PLANCHE XLVI. — *Metoposaurus ouazzoui*. — A) Face postérieure de l'hémicrâne postérieur Xip/8/66. — B) Face postérieure du crâne Xip/4/66. (× 1). *Ab.* — C. : os carré ; c.o. : condyle occipital ; c.So. : cartilage supra-occipital ; e.ot. : capsule otique ; f.m. : foramen magnum ; f.pc. : fenêtre palatocarrée ; f.pt. : fenêtre post-temporale ; l.ot. : lamelle otique ; pr.par. : processus paroïtique de l'exoccipital ; pr.par.t. : processus parocipital du tabulaire ; pr.So. : processus supraoccipital du post-pariétal ; pr.subot. : processus subotique de l'exoccipital ; Pt.(b.c) : branche carrée du ptérygoïde ; Qj. : quadrato-jugal ; Qj.(l.a.) : lamelle antérieure du quadrato-jugal ; Qj.(l.p.) : lamelle postérieure du quadrato-jugal ; Pt.(l.a.) : lame ascendante du ptérygoïde ; Sq. : squamosal ; Sta. : stapes ; t.C. : tubercule du carré. — C et D) Hémimandibule gauche du crâne Xip/4/66, face externe et face interne. (× 1). *Ab.* — Ang. : angulaire ; De. : dentaire ; f.Mk. : fenêtre meckélienne ; Pra. : préarticulaire ; S.Ang. : sus-angulaire ; Spl. : splénial ; Sy. : Symphyse mandibulaire.

Source : MNHN, Paris

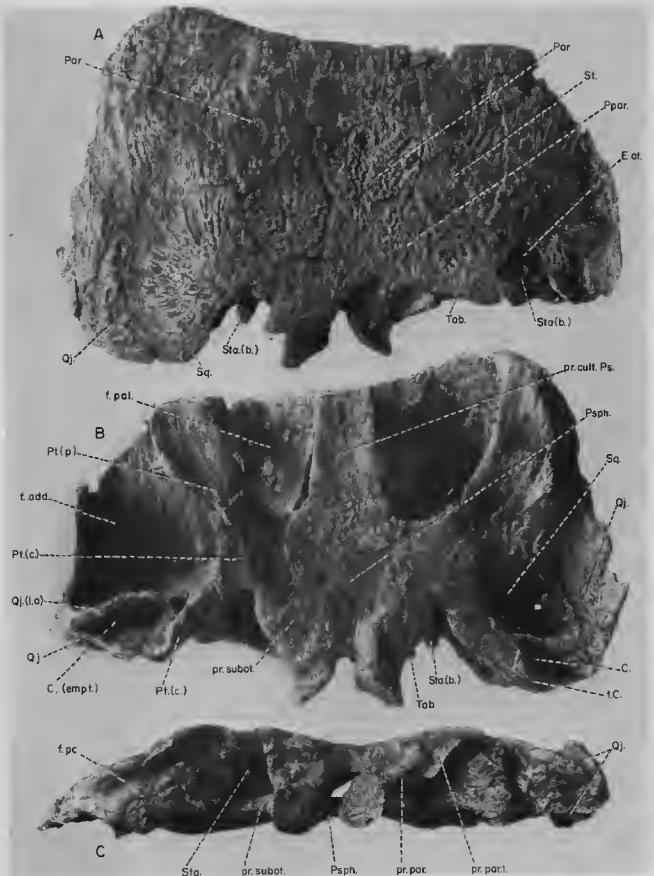


PLANCHE XLVII. — Partie postérieure du petit crâne XIp/8/66 du gisement XI. — *Metoposaurus ouazzoui*. (× 1). — A) Face supérieure. — B) Face inférieure. — C) Face postérieure. *Ab.* — Comme pour les trois planches précédentes, avec en plus : C (empt) : emplacement du carré.

Source : MNHN, Paris

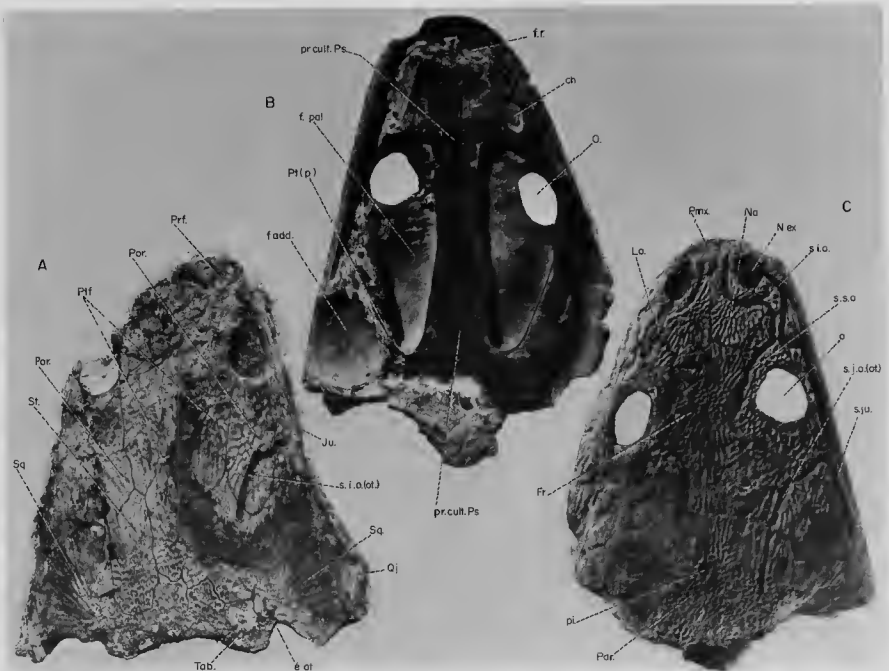


PLANCHE XLVIII. — *Metoposaurus lyazidi*. (× 3/4). — A) Toit crânien n° XIX/1/66. — B et C) Palais et toit crânien du crâne n° XIX/2/66.
Ab. — Ce sont les mêmes que dans les cinq planches précédentes.

Source : MNHN, Paris

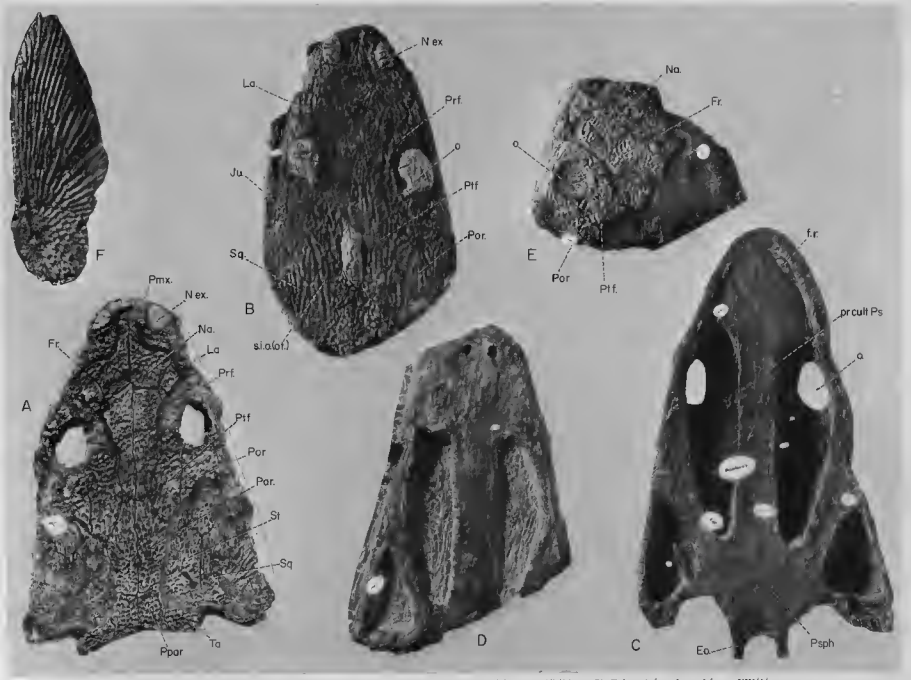


PLANCHE XLIX. — *Metoposaurus lyazidi*. (× 1/2). — A) Toit crânien du spécimen XIX/3/66. — B) Toit crânien du spécimen XIX/4/66. — C) Palais du crâne XIX/5/66. — D) Palais du spécimen XIX/6/66. — E) Fragment de toit crânien XIX/19/66. — F) Clavicule incomplète XIX/20/66. *Ab.* — Ce sont les mêmes que pour les planches XLIV et XLV.

Source : MNHN, Paris

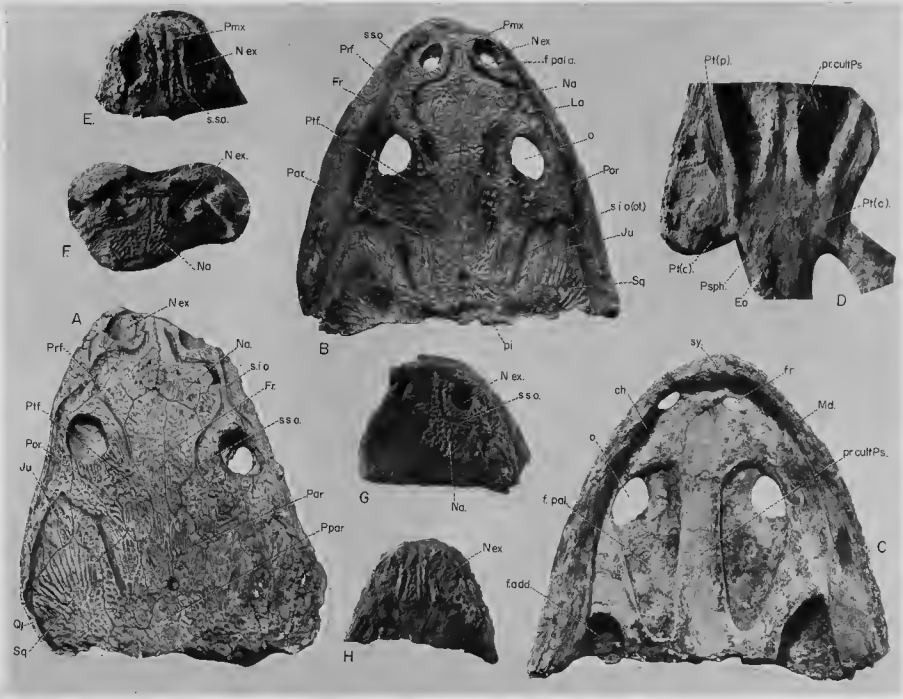


PLANCHE L. — *Metoposaurus lyazidi*. — A) Toit crânien du spécimen XIX/7/66. — B et C) Toit crânien et palais du spécimen XIX/8/66. — D) Partie postérieure du palais du spécimen XIX/9/66. — E, F, G, H) Fragments antérieurs de toit crânien des spécimens : XIX/15/66, XIX/16/66, XIX/17/66, XIX/18/66. *Ab.* — comme pour les planches XLIV et XLV.

Source : MNHN, Paris

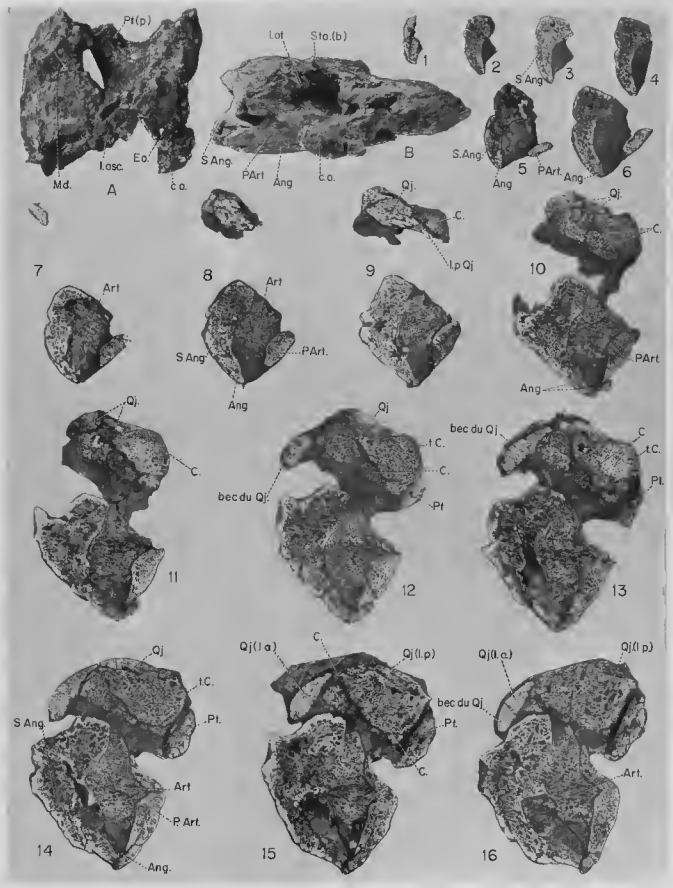


PLANCHE LI. — *Metopoaurus ouazzoni*. — **A** et **B)** Fragment de crâne non dégagé de sa gangue, dans lequel ont été effectuées les coupes dont suivent dans les planches LI à LIX les faces de section. — A) Vue du dessus. — B) Vue postéro-interne (postéro-médiale). — 1 à 16) Faces de section 1 à 16. (× 0,7). *Ab.* — Ang. : angulaire ; Art. : articulaire ; C. : carré ; c.o. : condyle occipital ; Eo. : exoccipital ; Lasc. lamelle ascendante ; Lot. : lamelle otique ; l.p.Qj. : lamelle postérieure du quadrato-jugal ; Md. : mandibule ; P.Art. : préarticulaire ; Pt. : ptérygoïde ; Pt.(p.) : branche palatine du ptérygoïde ; Qj. : quadrato-jugal ; Qj.(l.a.) : lamelle antérieure du quadrato-jugal ; Qj.(l.p.) : lamelle postérieure du quadrato-jugal ; S.Ang. : sus-angulaire ; Sta.(b.) : Tige du stapes ; t.C. : tubercule du carré.

Source : MNHN, Paris

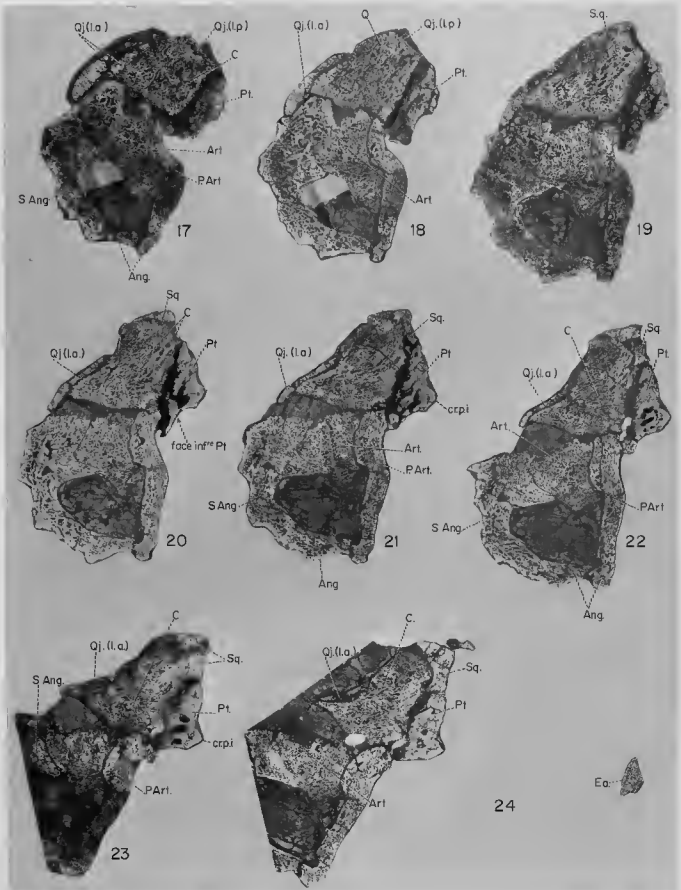


PLANCHE LII. — Faces de section 17 à 24. — N. B. Sur la face de section 24 le plan de coupe entame en arrière le condyle occipital gauche, traverse la concavité de l'échancrure otique pour aborder ensuite la face postéricure du complexe ascendant : en noir, la gangue. *Ab.* — Comme pour la planche LI avec en plus : crp.i. : crête postéro-inférieure ; Eo. : exoccipital ; face inférieure Pt. : Face inférieure du ptérygoïde ; Sq. : squamosal.

Source : MNHN, Paris

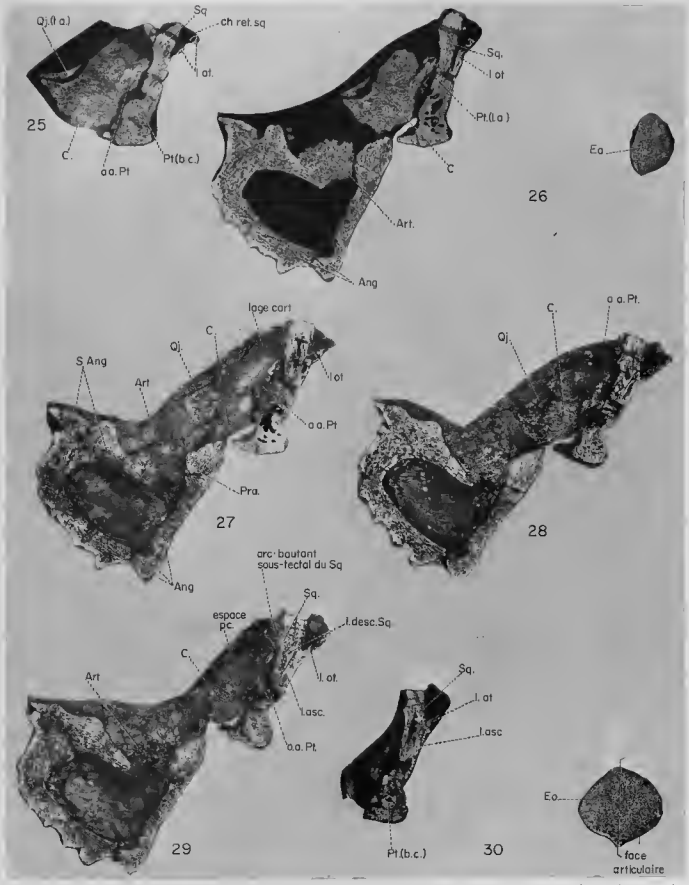


PLANCHE LIII. — Faces de sections 25 à 30. Pour des raisons de mise en page la coupe du condyle occipital a été supprimé sur les faces de section 25, 27, 28, 29. De même, la coupe de la mandibule n'a pas été figurée pour les faces de section 25 et 30. En noir, la gangue. (× 0,7). *Ab.* — Comme pour les deux planches précédentes avec en plus : ch.ret.sq. : chambre rétro-squamosale ; espace pc. : espace palato-carré ; l.asc. : lame ascendante du ptérygoïde ; l.desc.Sq. : lame descendante du squamosal ; loge cart. : loge du palato-carré cartilagineux ; l.ot. : lamelle otique ; o.a.Pt. : ossification antérieure du ptérygoïde ; Pt.(b.c.) : branche carrée du ptérygoïde.

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

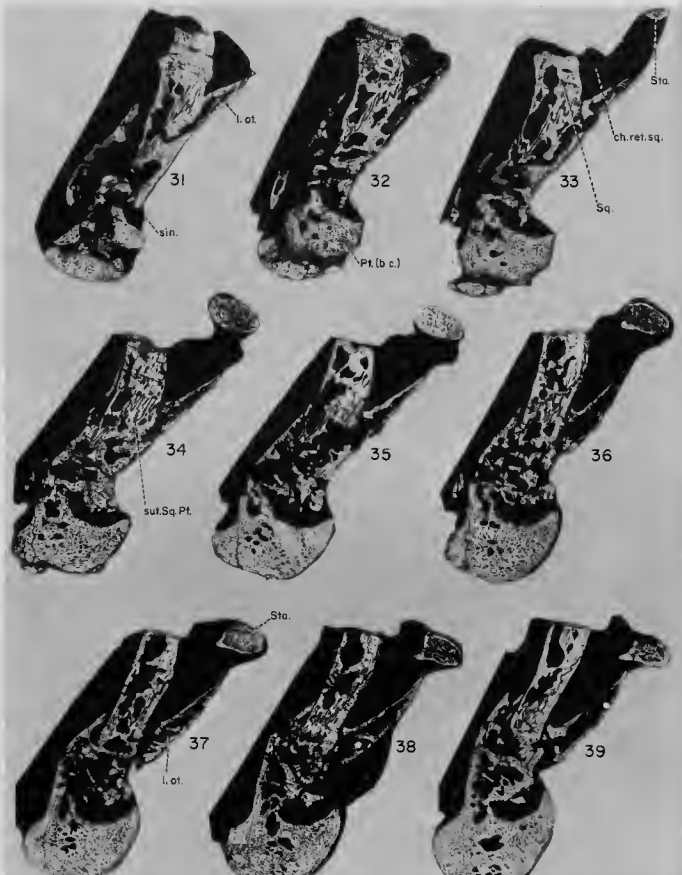
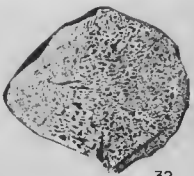
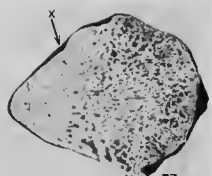


PLANCHE LIV. — Faces de section 31 à 39. Elles n'impliquent ici que le complexe ascendant et le stapes. En noir, la gangue. (× 1,4). *Ab.* — Comme pour les trois planches précédentes avec en plus : sin. : sinus postérieur du ptérygoïde ; Sta. : stapes ; sut.Sq.Pt. : suture squamoso-ptérygoïdienne.

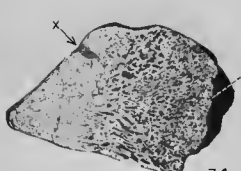
Source : MNHN, Paris

31

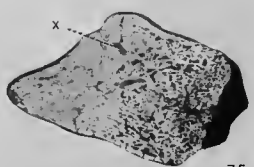

32



33

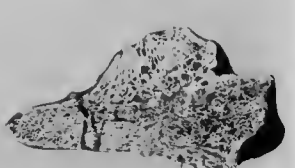


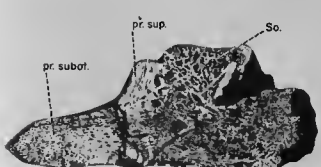
34



35

36


37



38

39

PLANCHE LV. — Faces de section 31 à 39 n'intéressant que le complexe occipital. (× 1,4). *Ab.* — Les mêmes que pour les planches précédentes, avec en plus : i.Bo. : insertion du cartilage basioccipital ; pr.subot. : processus subotique de l'exoccipital ; pr.sup. : processus supérieurs ; X. : tunnel du nerf X.

Source : MNHN, Paris

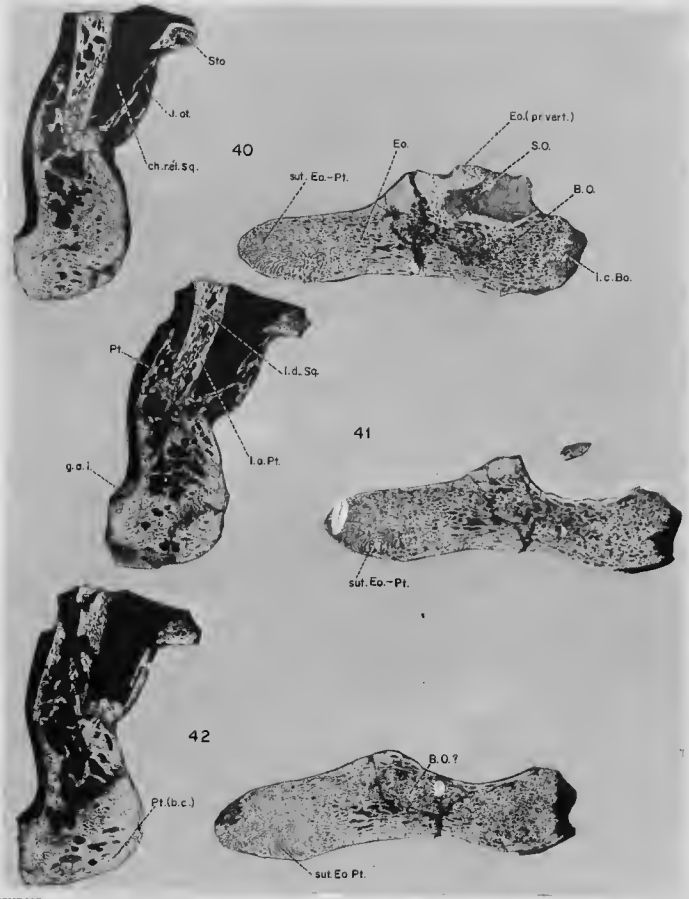
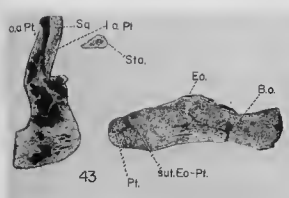
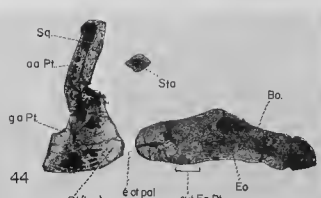


PLANCHE LVI. — Faces de section 40, 41, 42. En noir, la gangue. (× 1,4). 4b. — Les mêmes que pour les planches précédentes, avec en plus : B.o. : basi-occipital ; i.c.Bo. : insertion du cartilage basi-occipital ; g.a.i. : gouttière antéro-inférieure du ptérygoïde ; l.d.Sq. : lame descendante du squamosal S.O. : supra-occipital.

Source : MNHN, Paris



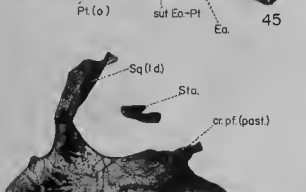
43



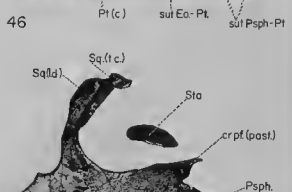
44

45

46



47



48

49

50

PLANCHE LVII. — *Metoposaurus ouazzoui*. — Faces de section 43 à 50 intéressant à la fois le complexe ascendant et la partie postérieure du palais. (× 0,7). *Ab.* — **B.O.** : basioccipital; cr.pf.(post.) : crête parafenestrale, partie postérieure; é.ot.pal. : échancrure otique palatine; g.a.Pt. : gouttière antérieure du ptérygoïde; loge Bo. : loge du basioccipital; mur.post.t.car.int. : muraille postérieure du tunnel de la carotide interne; Psph. : parasphénoïde; Sq.(l.d.) : lame descendante du squamosal; Sq.(t.c.) : partie crânienne du squamosal; sut.Eo-Pt. : suture et exoccipito-ptérygoïdienne; sut.Psph-Pt. : suture ptérygoïdo-parasphénoïdienne.

Source : MNHN, Paris

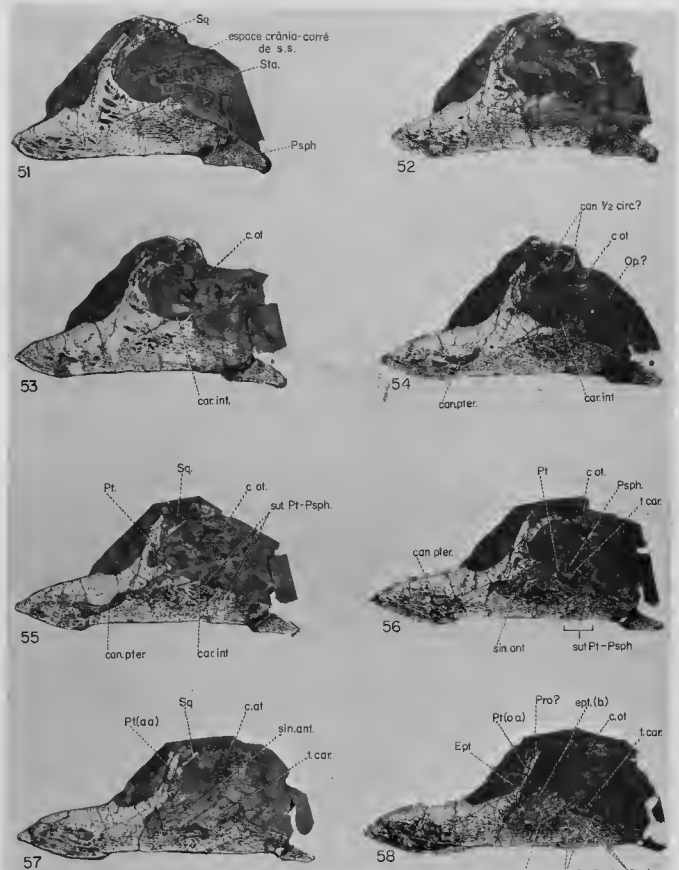


PLANCHE LVIII. — Faces de section 51 à 58. (× 0,7). *Ab.* — Comme pour les planches précédentes, avec en plus : can.1/2circ.? : emplacements supposés de canaux semi-circulaires ; car.int. : passage de la carotide interne ; c.ot. : capsule otique ; can.pter. : canal ptérygoïdien ; Ept. : épiptérygoïde ; Ept.(b.) : processus basal de l'épiptérygoïde ; Op. : opisthotique ; Pro? : emplacement supposé du prootique ; sin.ant. : sinus ptérygoïdien antérieur ; S.S. : Säve-Söderbergh ; t.car. : tunnel de la carotide.

Source : MNHN, Paris

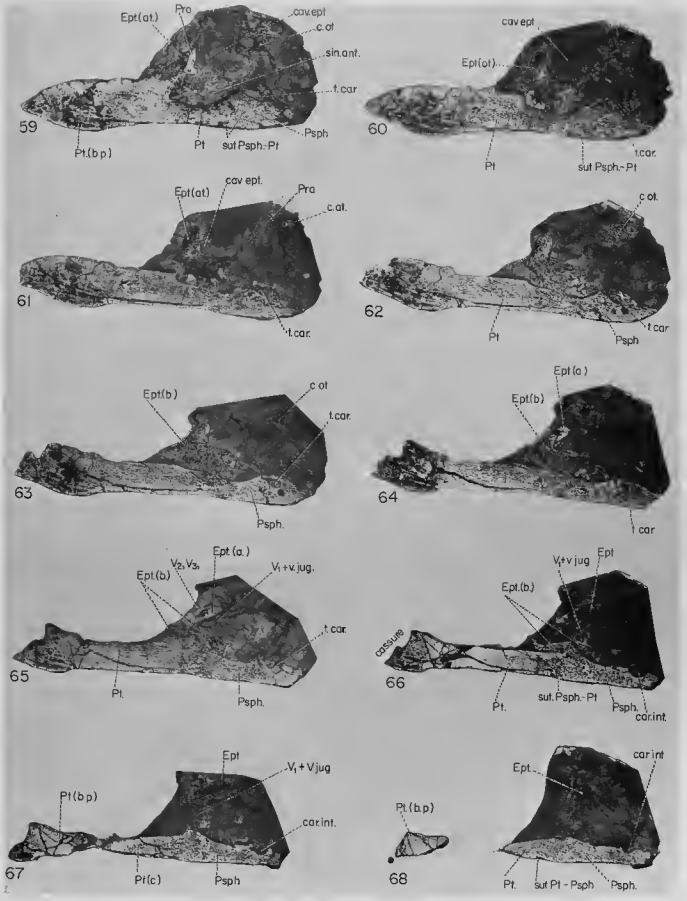


PLANCHE LIX. — *Metoposaurus orenzoui*. — Faces de sections 59 à 68. (× 0,7).
Ab. — Comme pour les planches précédentes, avec en plus : cav.ept. : cavum epiptericum; c.ot. : capsule otique; V1, V2, V3, V.Jug. : passage des nerfs et vaisseaux (jugulaire) correspondant; *Pro.* : prootique.

Source : MNHN, Paris

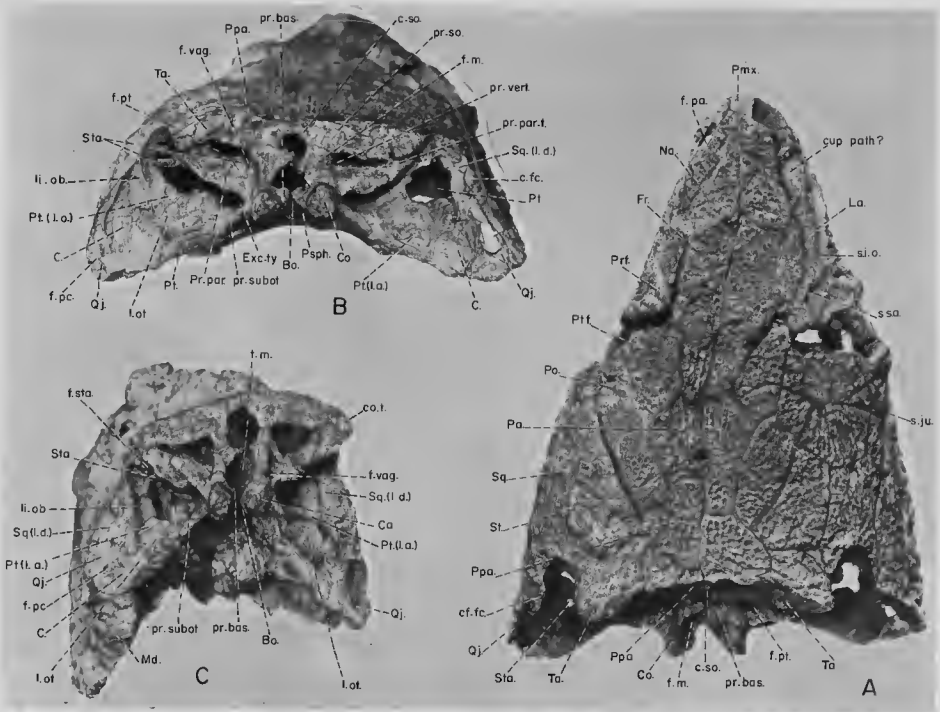


PLANCHE LX. — *Almasaurus habbazi*. — A) Toit crânien du spécimen A. (× 1,3 environ). — B) Face occipitale du spécimen A (*idem*). — C) Face occipitale du spécimen E (*idem*). *Ab.* : Bo. : basioccipital; C. : carré; C.fc. : crête falciforme; Co. : condyle occipital; Co.t. : corne du tabulaire; C.so. : cartilage supra-occipital; Cup.path. : cupule d'origine pathologique; Eo. : exoccipital; Exc.ty. : excavation tympanique; f.m. : foramen magnum; f.pc. : foramen palatocarré; f.pt. : fenêtre post-temporale; Fr. : frontal; f.vg. : foramen du vague; Ju. : jugal; l.ob. : ligne oblique du squamosal; l.ot. : lamelle otique; Mx. : maxillaire; pa. : trou pariétal; Par. : pariétal; Pmx. : prémaxillaire; Po. : post-orbitaire; Ppar. : post-pariétal; pr.bas. : processus basal de l'exoccipital; Prf. : préfrontal; pr.par. : processus parotique de l'exoccipital; pr.par.t. : processus paroccipital du tabulaire; pr.so. : processus supra-occipital du post-pariétal; pr.subot. : processus suboticque de l'exoccipital; pr.vert. : processus vertical de l'exoccipital; Psph. : parasphénoïde; Pt. : ptérygoïde; Pt.(l.a.) : lamelle ascendante du ptérygoïde; Ptf. : post-frontal; Qj. : quadrato-jugal; s.i.o. : sillon infra-orbitaire; s.s.o. : sillon supra-orbitaire; Sq. : squamosal; Sq.(l.d.) : lamelle descendante du Squamosal; St. : supratemporal; Sta. : staques; Tab. : *tabulaire*.

Source : MNHN, Paris

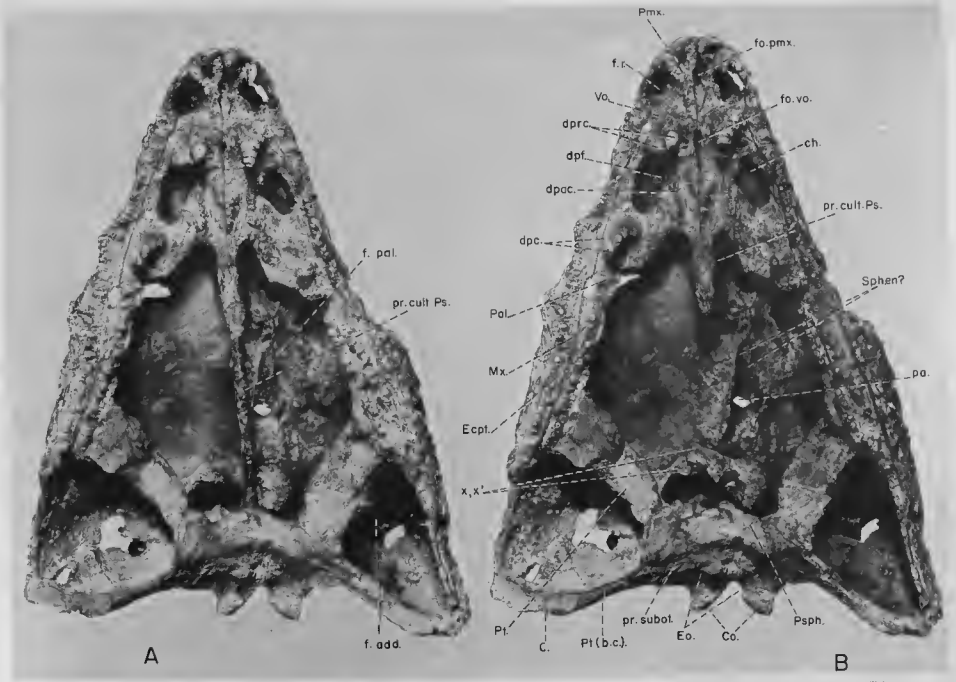


PLANCHE LXI. — *Almasaurus habbazi*. — A) Face palatine du spécimen A. (× 1,3 environ). — B) Face palatine du spécimen A après résection du processus cultriforme du parasphénoïde. *Ab.* — C. : carré ; ch. : choane ; Co. : condyle occipital ; dpc. : dents postlesoannales ; dpac. : dents parachoanales ; dpf. : dents postfenestrales ; dprc. dents prélchoanales ; Ecpt. : ectoptérygoïde ; Eo. : exoccipital ; f.add. : fosse de l'adducteur ; f.pal. : fosse palatine ; f.r. : fenêtre rostrale ; Mx. : maxillaire ; Pmx. : prémaxillaire ; pr.cult.Ps. : processus cultriforme du parasphénoïde ; Psph. : parasphénoïde ; Pt. : ptérygoïde ; Pt.(b.c.) : branche carrée du ptérygoïde ; Pt.(b.p.) : branche palatine du ptérygoïde ; C. : carré ; Qj. : quadrato-jugal ; Sph. : sphénethmoïde ; x, x' : ossicules indéterminés.

Source : MNHN, Paris

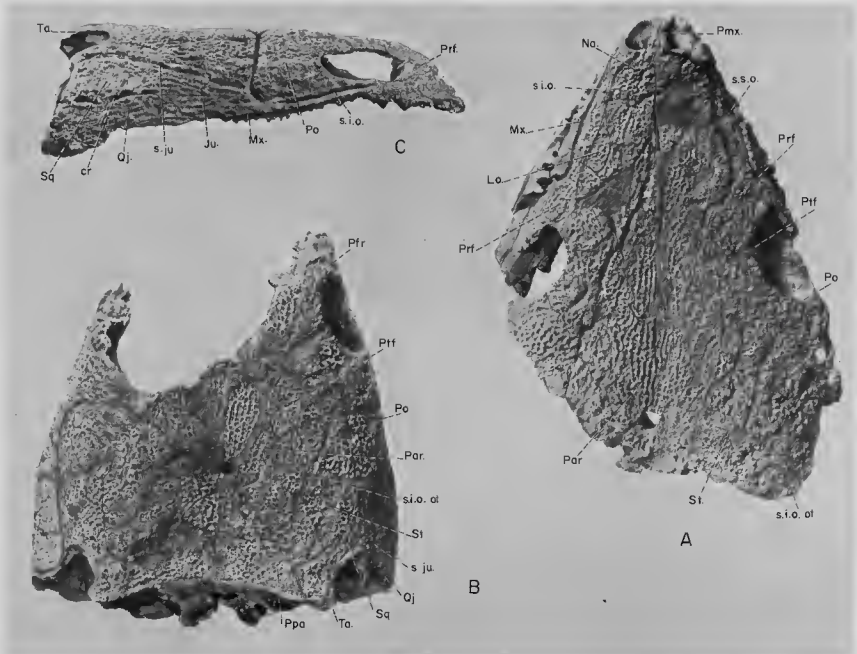


PLANCHE LXII. — *Almasaurus habbazi*. — A) Toit crânien du spécimen C. (× 1 environ). — B) Toit crânien du spécimen B. (× 1 environ). — C) Vue latérale droite du spécimen B. (× 1 environ). *Ab.* : cr. : sillon à l'état de cryptes; Ju. : jugal; La. : lacrymal; Mx. : maxillaire; Na. : nasal; Par. : pariétal; Prf. : préfrontal; Pmx. : prémaxillaire; Po. : post-orbitaire; Ppa. : post-pariétal; Ptf. : postfrontal; Qj. : quadrato-jugal; s.i.o. : sillon infra-orbitaire; s.i.o. : sillon infra-orbitaire; s.i.o.(ot.) : partie otique du sillon infra-orbitaire; s.ju. : sillon jugal; s.s.o. : sillon supra-orbitaire; Sq. : squamosal; St. : supra-temporal; Ta. : tabulaire.

Source : MNHN, Paris

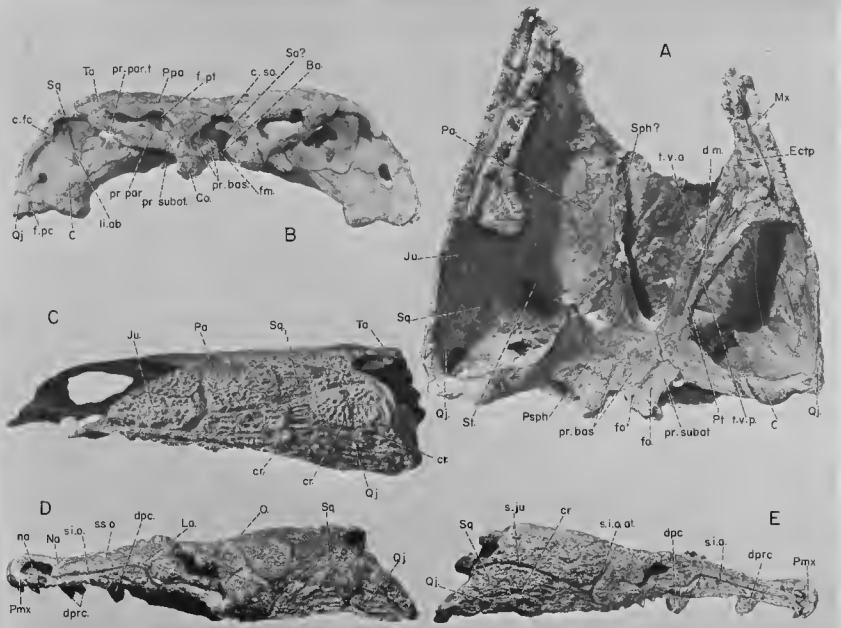


PLANCHE LXIII. — *Almasaurus habbazi*. — A) Face palatine du spécimen B. (× 1 environ). — B) Face occipitale du spécimen B. (× 1 environ). — C) Vue latérale gauche du spécimen B. (× 1 environ). — D) Vue latérale gauche du spécimen A. (× 1 environ). — E) Vue latérale droite du spécimen A. (× 1 environ). *Ab.* : *c.fc.* : crête falciforme ; *cr.* : sillon à l'état de crypte ; *c.so.* : cartilage supra-occipital ; *d.m.* : dépression médiane ; Ectp. : ectoptérygoïde ; Eo. : exoccipital ; **fo**. fo' : foramens ; *f.pc.* : foramen palato-carré ; *f.pt.* : fenêtre post-temporale ; *s.i.o.* : sillon infra-orbitaire ; Ju. : Jugal ; *li.ob.* : ligne oblique ; Mx. : maxillaire ; Na. : nasal ; na. : narine ; O. : orbite ; Pa. : pariétal ; Pmx. : prémaxillaire ; *pr.bas.* : processus basal de l'exoccipital ; *pr.par.t.* : processus paroccipital du tabulaire ; *pr.subot.* : processus subotique de l'exoccipital ; Pt. : ptérygoïde ; Q. : carré ; **Qj.** : quadrato-jugal ; So? : Processus lamelleux attribué au Supra-occipital par analogie avec *Metoposaurus ouazzoui* ; Sph. : sphénethmoïde ; Sq. : squamosal ; St. : supra-temporal ; s.s.o. : sillon supra-orbitaire ; Ta. : Tabulaire ; t.v.a. : tore ventral antérieur ; t.v.p. : tore ventral postérieur.

Source : MNHN, Paris

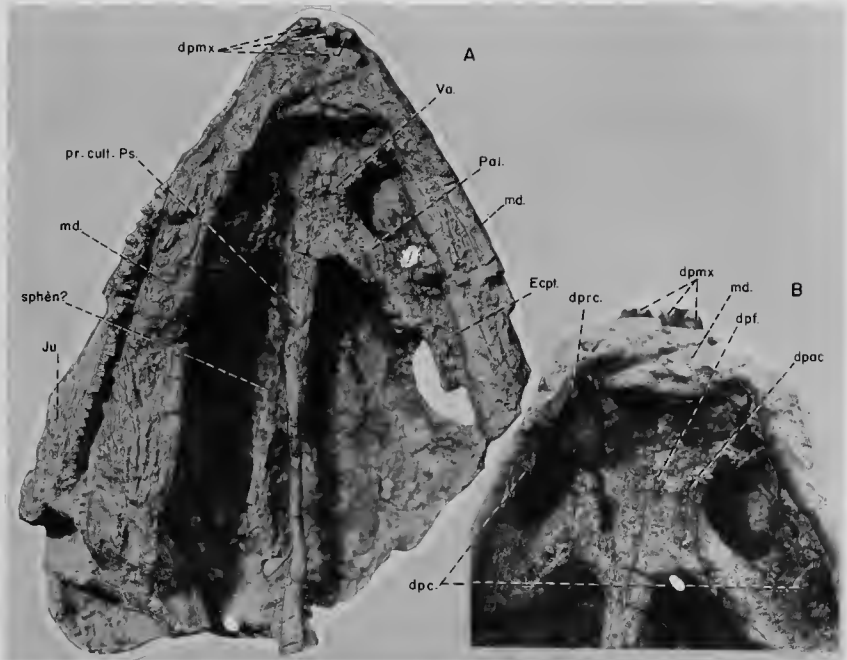


PLANCHE LXIV. — *Atmasaurus habbazi*. — A) Vue palatine du spécimen C. (× 1,5 environ). — B) Vue palatine du spécimen C, le crâne ayant été basculé vers l'avant de façon à montrer les relations des crocs préchoanaux avec la mâchoire inférieure. *Ab.* — dpc. : dents postchoanales ; dpac. : dents post-fenestrale ; dpmx. : grosses dents du prémaxillaire ; dprc. : dents préchoanales ; Ectp. : ectoptérygoïde ; Ju. : jugal ; Pal. : palatin ; Pr.cult.Ps. : processus cultriforme du parasphénoïde ; Vo. : vomer.

Source : MNHN, Paris

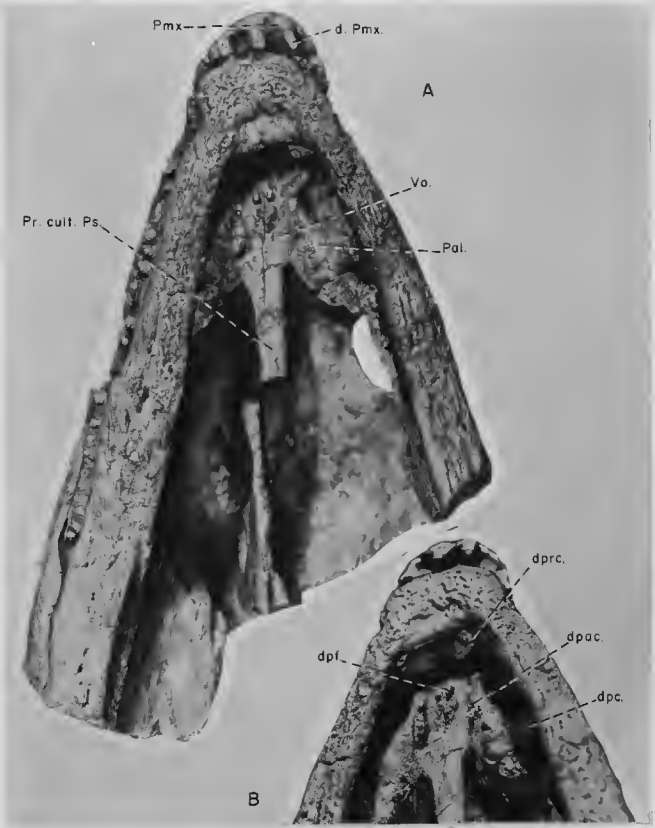


PLANCHE LXV. — *Almasaurus habbazi*. — A) Face palatine du spécimen D. (× 1,4 environ). — B) Vue palatine du spécimen D, le crâne ayant été basculé de 45° vers l'avant de façon à montrer les relations des crocs préchoanaux avec la mâchoire inférieure. *Ab.* — Ce sont les mêmes que pour la planche précédente.

BIBLIOTH. MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

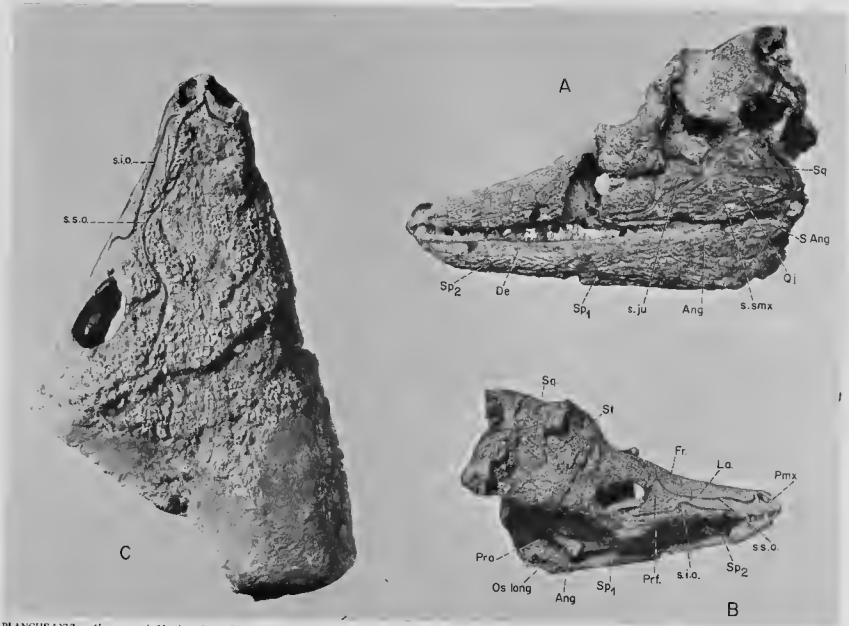


PLANCHE LXVI. — *Almastaurus habbazi*. — A) Vue latérale gauche du spécimen E. (× 1 environ). — B) Vue latérale droite du spécimen E. (× 0,75 environ). — C) Toit crânien du spécimen D. (× 1 environ). *Ab.* — Ang. : angulaire ; De. : dentaire ; Fr. : frontal ; La. : lacrymal ; Pra. : préarticulaire ; Prf. : préfrontal ; Pmx. : prémaxillaire ; Qj. : quadrato-jugal ; S-Ang. : sus-Angulaire ; s.i.o. : sillon infra-orbitaire ; s.ju. : sillon jugal ; s.smx. : sillon supra-maxillaire ; Sp1-2 : splénaux ; Sq. : squamosal ; St. : supra-temporal.

Source : MNHN, Paris

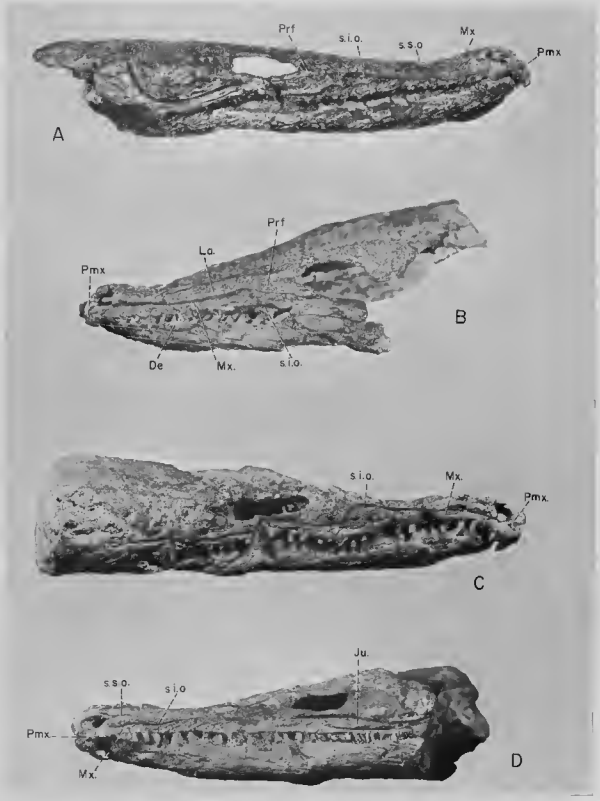


PLANCHE LXVII. — *Almasaurus habbazi*. — A) Vue latérale droite du spécimen C. (× 1). — B) Vue latérale gauche du spécimen C. (× 1). — C) Vue latérale droite du spécimen D. (× 1). — D) Vue latérale gauche du spécimen D. (× 1). *Ab.* — De. : dentaire ; Ju. : jugal ; La. : lacrymal ; Mx. : maxillaire ; Pmx. : prémaxillaire ; Prf. : préfrontal ; s.i.o. : sillon infra-orbitaire ; s.s.o. : sillon supra-orbitaire.

BIBL DU MUSEUM PAR

Source : MNHN, Paris

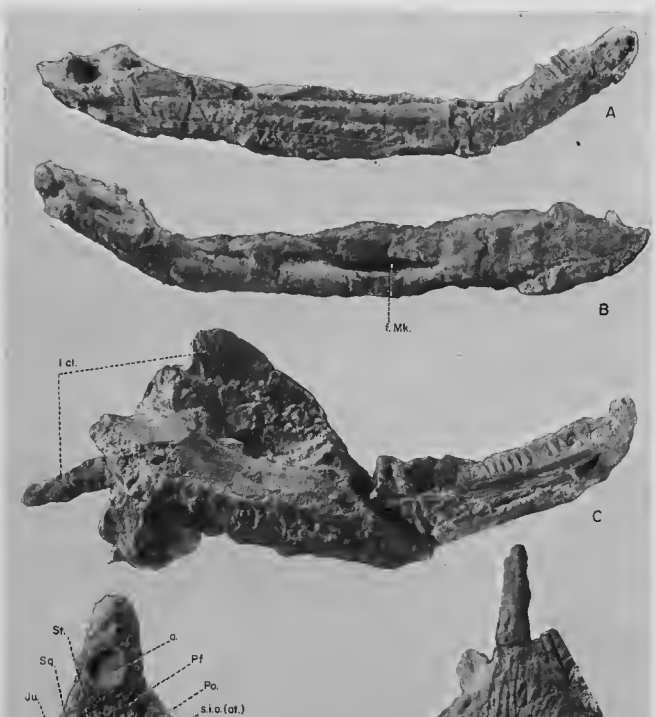
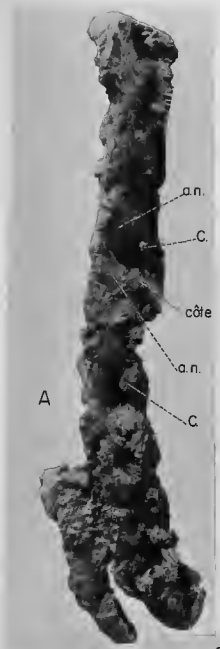


PLANCHE LXVIII. — *Almasaurus habbazi*. — A) Face externe de l'hémimandibule droite du spécimen A. (× 1,5). — B) Face interne de l'hémimandibule droite du spécimen A. (× 1,5). — C) Face interne de l'hémimandibule gauche du spécimen A. (× 1,5). — D) Petit crâne *F*, non utilisé dans la description qui a précédé. — E) Interclaviculeuse incomplète trouvée à proximité du spécimen A. (× 1,5). *Ab.* — fMk. : foramen de Meckel; Icl. : interclaviculeuse; Ju. : jugal; Qj. : quadrato-jugal; O. : orbite; Par. : pariétal; Pf. : post-frontal; pi. : trou pinéal; Po. : post-orbitaire; P.par. : post-pariétal; s.i.o. (ot.) : partie otique du sillon infra-orbitaire; Sq. : squamosal; St. : supra-temporal; Tab. : tabulaire.

Source : MNHN, Paris



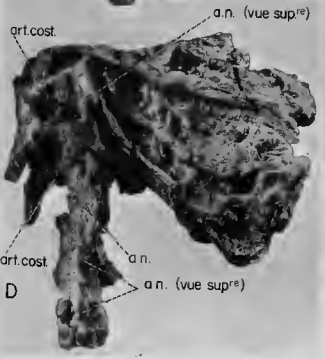


PLANCHE LXIX. — *Almasaurus habbazi*. — A, B) Partie du rachis en vue supéro-latérale droite et vue ventrale. (× 1). — C) Partie du rachis du spécimen A en vue ventrale. (× 1). — D) Fragment du rachis du spécimen A et de quelques côtes en vue supérieure. (× 1). *Ab.* — a.n. : arc neural; art.cost. : apophyse articulaire costale; C. : carré; icl. : interclaviculé; plr. : pleurocentre.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE LXX. — *Almasaurus habbazi*. — A, B, C) Humérus droit en vue antérieure, supérieure, ventrale. (× 1,5). — D, E) Vue d'un pleurocentre (tronqué sur la gauche) en vue antérieure et ventrale. (× 2). — F, G) Vue antérieure et postérieure d'un centre vertébral. (× 1,5). — H) Vue latérale d'un centre vertébral. (× 1,5). — I, J) Vue ventrale de deux fragments du rachis montrant l'alternance pleurocentre-intercentre. (× 1,5). — K) Vue latérale d'un fragment de rachis. (× 1,5). — L, M) Fémur droit en vue ventrale et antérieure. (× 1,5). — N) Côte transverse(?) en vue supérieure. (× 1,5). — O) Fragments du plastron thoracique en vue ventrale. (× 1,5). *Ab.* — a.n. : arc neural ; C. : centre vertébral ; Cl. : clavicule ; Icl. : interclavicule ; Md. : mandibule ; pl. : pleurocentre ; pr.rcl. : processus rétroclaviculaire ; t.n. : trou neural.

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE

6 564 013 6

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

JR
3 DEC. 1976

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, Paris (5e)
C.C.P. : Paris 9062-62

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (paraît depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895 ; 6 numéros par an).

Grands naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1936. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A. Zoologie ; B. Botanique ; C. Sciences de la terre ; D. Sciences physico-chimiques. Sans périodicité).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Bulletin du Laboratoire maritime de Dinard (Ille-et-Vilaine). Depuis 1928.

Objets et Mondes. La revue du Musée de l'Homme. Directeur : M. J .Millot, Palais de Chaillot, 75116 Paris ; depuis 1961 ; trimestriel.

Mammalia. Morphologie, Biologie, Systématique des Mammifères. Directeur : M. J. Dorst, Laboratoire de Zoologie des Mammifères, 55, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1936 ; trimestriel.

Index Seminum Horti parisiensis. Service des Cultures, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1882 ; échange.

Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée, suite de *Revue internationale de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale*, depuis 1954. Laboratoire d'ethnobotanique, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Adansonia (suite aux *Notulae Systematicae*). Directeur : M. A. Aubréville, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue Buffon, 75005 Paris ; sans périodicité.

Revue Algologique. Directeur : M. R. Lami, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1924.

Revue Bryologique et Lichénologique. Directeur : Mme V. Allorge, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1874.

Revue de Mycologie. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1928.

Cahiers de La Maboké. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1963.

Pollen et Spores. Directeur : Mme Van Campo, Laboratoire de Palynologie, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1959 ; semestriel.

Source : MNHN, Paris